ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 80
12
ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *Э. Г. Рабинович*
Компьютерная верстка *Л. Н. Напольской*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 8.09.95. Подписано к печати 19.02.96.
Формат 70 x 100 1/16. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 11.70. Уч.-изд. л. 13.40. Тираж 773 экз. Тип. зак. 807. С 1323

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

80 ЛЕТ РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

A. L. TAKHTAJAN. 80 YEARS OF THE RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY

Необходимость в объединении ботаников России, в создании общества и ботанического журнала при нем ощущалась уже давно. Но она стала особенно настоятельной в десятых годах нашего века, когда страна переживала необычайный экономический рост, расцвет культуры и прогресс науки. Поэтому 28 апреля 1915 г. Киевское Общество Естествоиспытателей в письме за подписью его председателя С. Г. Навашина и членов общества Е. Ф. Вотчала и А. В. Фомина обратилось к директору Ботанического музея Императорской Академии наук В. Г. Траншелю с письмом, в котором впервые была выдвинута идея создания Русского Ботанического общества. «В связи с особенностями переживаемой нами великой эпохи в ботанических кругах Киевского Общества Естествоиспытателей возникла мысль о необходимости объединения русских ботаников путем создания специального научного журнала и основания Русского Ботанического Общества, как учреждения, которое наиболее удобно могло бы реализовать это издание», — говорилось в письме. Его авторы считали, что «первым шагом к осуществлению этого проекта мог бы явиться съезд представителей различных ботанических кругов, как для выяснения вопросов, касающихся характера проектируемого „Журнала" и устава „Общества", его издающего, так и для принятия тех практических мер, которые могли бы привести к скорейшей реализации этих начинаний». В письме предлагалось просить старейших петроградских ботаников, членов Академии наук А. С. Фаминцына и И. П. Бородина возбудить ходатайство о созыве съезда представителей русских ботанических учреждений с целью организации общества и ботанического журнала при нем.

Письмо киевских ботаников, разосланное в форме циркулярного обращения, встретило горячую поддержку ботаников России. В результате 89 русских ботаников поддержали инициативу Киевского Общества Естествоиспытателей. Уже в мае 1915 г. общее собрание Академии наук дало согласие на организацию съезда русских ботаников, осенью Отделение ботаники Петроградского общества естествоиспытателей избрало комиссию из 8 ученых для разработки проекта устава будущего Русского Ботанического Общества, а 20 и 21 декабря 1915 г. в Петрограде состоялся учредительный съезд общества, созванный при Академии наук. Из-за трудностей военного времени непосредственное участие в работе съезда смогли принять только 29 человек. Тем не менее был утвержден устав общества и было избрано временное бюро из 5 человек для дальнейшей организации. В состав бюро вошли И. П. Бородин (председатель), Н. А. Буш, В. Л. Комаров, С. П. Костычев и В. Н. Су-

качев. В мае 1916 г. состоялось заседание 30 членов-учредителей общества, на котором было избрано еще 103 члена общества. Несмотря на тяжелые условия военного времени, осенью 1916 г. состоялись еще 3 очередных собрания общества, на которых решались не только организационные вопросы и избирались новые члены, но и делались научные доклады, которые затем публиковались в журнале общества. Съезд определил задачи общества: а) способствовать развитию в России всех отраслей ботаники, б) распространять в стране ботанические знания, в) содействовать исследованию флоры и растительности России.

Но наиболее важным событием в начальной истории Русского Ботанического Общества было его первое годичное собрание, которое состоялось 16—19 декабря 1916 г. в Москве. На одном из 8 заседаний был избран Совет общества, в состав которого вошли: почетный президент А. С. Фаминцын, президент И. П. Бородин, товарищи президента С. Г. Навашин и В. И. Палладин, члены совета В. Л. Комаров, С. П. Костычев и В. Г. Траншель, главный секретарь Н. А. Буш, казначей В. Н. Сукачев. Были также выбраны члены совета от городов, насчитывавших не менее 5 членов общества. На съезде было заслушано 17 научных докладов, а также организованы 2 постоянные комиссии — флористическая комиссия и комиссия по стационарному изучению растительности России.

За первые два года существования общества благодаря активной деятельности его президента И. П. Бородина удалось завершить организационный период, довести число членов общества до более чем 300 человек, издать 8 выпусков журнала и начать функционирование постоянных комиссий. Февральская демократическая революция и даже трагические события осени 1917 г. на первых порах мало отразились на деятельности общества. До 1927 г. общество находилось при Академии наук, которой удалось временно сохранить свою относительную автономность и до поры до времени не подпасть под идеологическую пяту большевистских властей. Общество продолжало издавать свой журнал, проводило общие собрания и даже съезды. Однако эта относительная свобода продолжалась недолго. К концу двадцатых годов с дальнейшим усилением тоталитарного характера власти Академия наук потеряла последние остатки независимости и полностью оказалась под политическим и идеологическим контролем. Это не могло не отразиться и на добровольных научных обществах. Уже в 1927 г. Академия наук лишилась права числить в своем составе научные общества. В результате Ботаническое Общество оказалось вне Академии наук, лишилось своего помещения в Ботаническом музее и нашло приют лишь в здании Географического общества. Деятельность общества была фактически парализована, и в 1932—1933 гг. оно почти не собиралось. В 1933 г. общество оказалось в системе Народного комиссариата просвещения РСФСР под названием «Государственное Всероссийское ботаническое общество», превратившись тем самым из добровольного научного общества в государственную структуру. В исключительно трудных условиях того времени общество частично возобновило свою деятельность в 1934 г. и даже смогло созвать общее собрание, на котором было избрано новое правление во главе с новым президентом В. Л. Комаровым. Важно отметить, что к 1 января 1935 г. число членов общества составляло всего 228 человек.

Вполне естественно, что во время второй мировой войны общество не могло продолжать свою деятельность и, что хуже всего, лишилось многих своих членов, в том числе заместителя президента Н. А. Буша.

По окончании войны, уже в июне 1945 г., в Ленинграде под предсе-

дательством В. Н. Сукачева после четырехлетнего перерыва состоялось общее собрание общества, а в июне 1946 г. на чрезвычайном собрании было избрано новое правление во главе с президентом В. Н. Сукачевым и ученым секретарем В. Б. Сочавой. С этого времени начинается новый послевоенный период в деятельности общества, важнейшим событием которого было его возвращение в 1947 г. в лоно Академии наук под названием «Всесоюзное ботаническое общество». Несмотря на все трудности, связанные с особенностями режима советской власти и неустанного надзора, общество начало развивать бурную деятельность. Значительно увеличилось число членов общества и регулярно созывались съезды, на которых обсуждалась деятельность общества, заслушивались научные доклады и избирались члены правления. Активизировалась деятельность многочисленных секций и комиссий, возникали новые. Общество активно включилось в охрану растительного мира, особенно редких и исчезающих видов. В 1975 г. вышла «Красная книга: дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране», одна из первых книг подобного рода. Наконец, важной заслугой общества была активная борьба с опекаемым государством лысенкоизмом, которая велась главным образом через «Ботанический журнал».

Последний, новейший этап в истории общества связан с обвалом советской власти и внезапным развалом Советского Союза. Уже не могло быть речи о «всесоюзном» обществе, ему вернулось его законное, историческое название «Русское ботаническое общество». Это произошло в тяжелый и сложный переходный период от административно-командной системы к рыночной экономике. Наступила свобода печати и свобода слова. Значительно облегчилась возможность заграничных поездок ученых и возникли все условия для выхода из той изоляции от мирового сообщества ученых, в которой находилась наука в течение более чем семи десятилетий. Однако освобождение от политических и идеологических оков — необходимое, но недостаточное условие для нормальной деятельности общества. В связи с развалом экономики, тяжелым финансовым положением страны и науки особенно Русское ботаническое общество снова оказалось в нелегкой ситуации. По причинам главным образом финансового, но отчасти и организационного характера деятельность общества снова ослабла, годичные собрания прекратились. Но «Ботанический журнал» благодаря содействию Российской академии наук продолжает издаваться.

Но каково бы ни было сегодняшнее плачевное положение общества, за 80 лет своего существования оно проделало хотя и тяжелый, но славный путь. С нормализацией жизни в стране, с улучшением материального положения Русское ботаническое общество, несомненно, воспрянет, особенно если новое правление общества проявит больше активности. Будет легче и приятнее работать в свободной стране, освободившейся от оков прошлого. Будем оптимистами и скажем дружно:

ВИВАТ РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО!

Почетный президент
Русского ботанического общества *А. Л. Тахтаджян*

УДК 581.9(235.211)

Д. Наврузшоев

ЭФЕМЕРЫ И ЭФЕМЕРОИДЫ ЗАПАДНОГО ПАМИРА И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ БАССЕЙНА РЕКИ БАРТАНГ

D. NAVRUZSCHOEV. EPHEMEROUS AND EPHEMEROID PLANTS OF WEST PAMIR AND THEIR ROLE IN THE FORMATION OF FLORA AND VEGETATION IN THE VALLEY OF BARTANG RIVER

Приведены данные о распространении эфемеров и эфемероидов на территории Западного Памира. Во флоре Западного Памира, включая бассейн р. Бартанг, встречаются 217 видов эфемеров и 88 видов эфемероидов, относящихся к 38 семействам и 143 родам. Приведены результаты географического анализа и анализа распределения видов флоры эфемеров и эфемероидов по горным поясам. Выделено 28 типов ареала. Показано, что число видов эфемеров и эфемероидов на территории Западного Памира с севера на юг уменьшается; это в основном связано с увеличением с севера на юг высоты местности от 1800 до 2600 м над ур. м.

Бассейн р. Бартанг (притока Пянджа) расположен на Западном Памире, в Горно-Бадахшанской автономной области Республики Таджикистан. Район исследования ограничен Язгулемским горным хребтом на севере и Рушанским — на юге; рекой Пяндж — на западе и Северо-Аличурским хребтом на востоке. Площадь района более 15 000 км^2. Перепад высот достаточно большой: от 1800 до 6974 м над ур. м. (пик Революции).

Река Бартанг на всем протяжении глубоко прорезает берега и течет либо в каньонах между отвесными скалами, либо в узкой долине с крутыми берегами, покрытыми плащом подвижных осыпей. Южные склоны Язгулемского хр. коротки и обрывисты, северные склоны Рушанского хр. относительно пологи.

Распределение тепла в бассейне р. Бартанг зависит от географического положения и абсолютной высоты района (табл. 1). Общее падение температурных показателей наблюдается с севера на юг и с запада на восток в связи с повышением местности в этих же направлениях. Дата перехода к положительным температурам лета зависит от высоты местности. В Рушане этот переход наблюдается в первой—второй декаде апреля, а в Ирхте — в конце мая.

Характер распределения осадков в Западном Памире такой же, как и во всей Средиземноморской области (Condar, 1943), в связи с чем этот регион относят к Переднеазиатской части Средиземноморской климатической области (Четыркин, 1950, 1958). Такой тип климата с сезонным распределением осадков установился здесь, вероятно, еще с мелового периода. С тех пор, несмотря на колебания климата, ритм распределения осадков сохранялся (Наливкин, 1932, 1936; Криштофович, 1954; Вахрамеев, 1957; Синицын, 1959, 1961, 1965, 1986, и мн. др.). Это крайне важный фактор для выработки специфической жизненной формы эфемеров и эфемероидов, широко распространенных во всем Средиземноморье и в нижних поясах гор на Западном Памире.

В бассейне р. Бартанг и по всей территории Западного Памира, как и по отдельным ущельям и склонам, осадки распределяются неравномерно. Максимум приходится на весеннее время, причем с высотой этот максимум запазды-

ТАБЛИЦА 1

Распределение тепла в бассейне р. Бартанг

Метеостанция	Высота над уровнем моря, м	Средние температуры, °С		
		года	июля	января
Рушан	1890	9.6	23.1	–5.1
Хорог	2100	8.7	22.8	–7.9
Ишкашим	2600	6.9	19.1	–8.3
Ирхт	3440	1.0	14.7	–13.9

вает. В Рушане и Хороге он приходится на март—апрель, а в Ирхте на апрель—май. В среднем за год выпадает от 94 мм в Ишкашиме до 260 мм в Хороге и Рушане. В отдельные годы в двух последних районах отмечалось до 400—500 мм осадков. С подъемом вверх резкая засушливость почвогрунтов несколько смягчается за счет более позднего таяния снега.

Часть видов флоры бассейна р. Бартанг и в целом Западного Памира существует исключительно за счет выпадающих осадков. В первую очередь это эфемеры и эфемероиды, а также ксерофитная растительность открытых склонов, носящая здесь ландшафтный характер.

В отнесении видов эфемеров и эфемероидов к определенной экологической группе среди ботаников имеются принципиальные разногласия. Например, некоторые относят эфемеры и эфемероиды к мезоксерофитам или ксеромезофитам. М. И. Исмоилов (1985) считает их мезофитами. Для эфемеров и эфемероидов характерно чрезвычайно быстрое прохождение фаз развития до наступления летней засухи. На Западном Памире эти формы развиваются в течение 2—2.5 мес и до наступления летнего зноя успевают достичь стадии плодоношения. Таким образом, они являются мезофилами, «убегающими» от жары и засухи. Их развитие ограничено, с одной стороны, низкими температурами зимнего периода, с другой — быстро наступающим жарким летом. Здесь уже не наблюдается зимней вегетации, отмеченной в предгорных пустынях Средней Азии (Коровин, 1934; Леонтьев, 1940; Пятаева, Гранитов, 1962, и др.). В полном смысле слова их можно назвать истинными эфемерами и эфемероидами (Каримов, 1981).

Кроме выраженных эфемероидов, ряд других растений имеет почти столь же короткий период развития, но не обладает запасающими органами. П. Н. Овчинников (1971) рассматривает их как переходные к эфемероидам формы лугового и лесного происхождения, подвергшиеся эфемеризации. Х. Х. Каримов (1981) выделяет их в особую группу гемиэфемероидов. В районе наших исследований к ним, вероятно, следовало бы отнести *Piptatherum vicarium* (Grig.) Roshev. ex E. Nikit., *P. hilariae* Pazij, *Astragalus dignus* Boriss., *Oxytropis astragaloides* Boriss., *Matthiola integrifolia* Kom., *Polygonum biaristatum* Aitch. et Hemsl., *Potentilla stanjukoviczii* Ovcz. et Koczk. и другие виды, вегетация которых продолжается лишь до июня—июля и не охватывает весь теплый период.

Первую попытку изучения эфемеров и эфемероидов на Западном Памире (Юго-Западный Памир) как единого комплекса флоры предпринимал Н. В. Абрамов (1976).

В данной работе мы обобщаем уже опубликованные данные Абрамова (1976) по составу эфемеров и эфемероидов Юго-Западного Памира, Денгубенко (1984) — по юго-западной оконечности Шугнанского хр. и наши — по западной части Рушанского хр. (Наврузшоев, 1988) и бассейна р. Бартанг (табл. 2).

Таким образом, общая численность эфемеров и эфемероидов в составе флор этих районов составляет 305 видов. Из них 217 эфемеров и 88 эфемероидов, относящихся к 38 семействам и 143 родам. Наиболее представлены они в семействах *Brassicaceae* — 47 видов, *Boraginaceae* — 33, *Poaceae* — 30, *Asteraceae* —

ТАБЛИЦА 2

Распределение эфемеров и эфемероидов по районам Западного Памира

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Sinopteridaceae					
Cheilanthes persica (Bory) Mett. ex Kuhn	1900—2200	2	+	–	–
Poaceae					
Anisantha sericea (Drob.) Nevski	2400—2900	1	–	–	+
A. tectorum (L.) Nevski	1900—3600	1	+	+	+
Avena fatua L.	1900—2900	1	+	+	–
Boissiera squarrosa (Banks et Soland.) Nevski	2000—3600	1	+	+	+
Bromus danthoniae Trin.	2000—4000	1	+	+	+
B. gedrosianus Penzes	1900—3500	1	+	+	–
B. japonicus Thunb.	1900—3000	1	+	+	+
B. oxyodon Schrenk	1900—3500	1	+	+	+
B. squarrosus L.	2400—2800	1	–	–	+
B. tyttanthus Nevski	2300—2800	1	–	–	+
Eragrostis minor Host	2200—2400	1	+	+	+
E. pilosa (L.) Beauv.	1900—2800	1	+	+	–
Eremopoa altaica (Trin.) Roshev.	3600—4200	1	+	+	–
E. persica (Trin.) Roshev.	2600—3100	1	–	–	+
E. songarica (Schrenk) Roshev.	1900—4000	1	+	+	+
Eremopyrum distans (C. Koch) Nevski	2000—3000	1	+	+	+
E. orientale (L.) Jaub. et Spach	1900—3000	1	+	–	–
Hordeum leporinum Link	2200—2300	1	–	+	–
Lolium persicum Boiss. et Hohen.	1900—2900	1	+	+	–
L. perenne L.	1900—2200	1	+	–	–
Nevskiella gracillima (Bunge) V. Krecz. et Vved.	1900—4000	1	+	+	+
Poa bactriana Roshev.	2000—3000	2	+	+	+
P. crispa Thuill.	1900—3600	2	+	+	+
P. drobovii (Tzvel.) Czer.	3500—4000	2	+	+	–
P. glabriflora Roshev. ex Ovcz.	2000—3600	2	+	+	–
P. zaprjagajevii Ovcz.	1900—2400	2	+	+	–
Schismus arabicus Nees	1800—2400	1	+	+	+
Taeniatherum crinitum (Schreb.) Nevski	1900—2600	1	+	+	–
Trisetaria cavanillesii (Trin.) Maire	1900—2600	1	+	+	–
Vulpia myuros (L.) C. C. Gmel.	2400—2800	1	+	–	+
Cyperaceae					
Carex pachystylis J. Gay	1900—3000	2	+	+	+
C. stenophylloides V. Krecz.	2000—4000	2	+	+	+
Melanthiaceae					
Colchicum kesselringii Regel	1900—4000	2	+	+	–
C. luteum Baker	2200—3000	2	+	+	–
Asphodelaceae					
Eremurus fuscus (O. Fedtsch.) Vved.	3000—3400	2	+	–	+
E. kaufmannii Regel	2900—3000	2	+	–	+
E. korshinskyi O. Fedtsch.	2800—3100	2	+	–	–
E. olgae Regel	2600—2800	2	+	–	–

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Eremurus robustus (Regel) Regel	2400—2600	2	+	+	–
E. stenophyllus (Boiss. et Buhse) Baker	1900—3100	2	+	+	+
Liliaceae					
Gagea afghanica Terr.	2800—3000	2	+	+	–
G. capillifolia Vved.	2000—3800	2	+	+	+
G. capusii Terr.	2000—2300	2	+	–	–
G. chomutovae (Pasch.) Pasch.	1900—2400	2	+	–	+
G. delicatula Vved.	2400—3600	2	+	+	–
G. dshungarica Regel	1900—2800	2	+	+	–
G. exillis Vved.	1900—3200	2	+	+	+
G. filiformis (Ledeb.) Kunth	1900—3200	2	+	–	–
G. gageoides (Zucc.) Vved.	1900—2700	2	+	–	–
G. graminifolia Vved.	2000—2600	2	+	+	–
G. hissarica Lipsky	3000—4100	2	+	+	–
G. holochiton M. Pop. et Czug.	2400—2800	2	–	–	+
G. jaeschkei Pasch.	3900—4200	2	–	+	+
G. olgae Regel	1900—2900	2	+	+	+
G. paedophila Vved.	1900—3500	2	+	+	+
G. pseudoreticulata Vved.	2000—3500	2	+	–	–
G. setifolia Baker	2400—3400	2	+	+	+
G. stipitata Merckl. ex Bunge	2200—2400	2	–	+	+
G. tenera Pasch.	2100—2500	2	+	+	–
G. vegeta Vved.	2100—2400	2	+	+	–
G. wedenskyi Grossh.	1900—3800	2	+	+	+
Tulipa korshinskyi Vved.	1900—3900	2	+	+	+
Alliaceae					
Allium afghanicum Wendelbo	2700—3100	2	+	+	–
A. oreophiloides Regel	3000—3400	2	+	–	+
A. oschaninii O. Fedtsch.	2200—2500	2	+	+	–
A. ozitralicum Wang et Tang (=*A. paulii* Vved.)	2800—3400	2	–	–	+
A. pamiricum Wendelbo	1900—3000	2	+	+	–
A. zaprjagajevii Kassacz	2600—3000	2	–	+	+
A. winklerianum Regel	3000—3500	2	+	–	–
Ixioliriaceae					
Ixiolirion karateginum Lipsky	2000—2900	2	+	+	–
Iridaceae					
Juno zaprjagajevii N. Abramov	2300—2800	2	–	+	+
Urticaceae					
Parietaria micrantha Ledeb.	2000—2800	1	+	+	–
P. serbica Panč.	2200—2400	1	+	+	–
Polygonaceae					
Fallopia convolvulus (L.) A. L“ove	2200—2800	1	+	+	–
Polygonum molliiforme Boiss.	3000—4000	1	+	+	+
P. polycnemoides Jaub. et Spach	2000—3500	1	+	+	–

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Polygonum rottboellioides Jaub. et Spach	2000—2800	1	+	+	–
P. schistosum Czuk.	2000—3400	1	+	+	–
P. turkestanicum Sumn.	3000—3200	1	+	–	–
Chenopodiaceae					
Axyris hybrida L.	2600—2800	1	–	+	–
Ceratocarpus utriculosus Bluk.	2400—2900	1	–	–	+
Chenopodium botrys L.	1900—3100	1	+	+	–
Caryophyllaceae					
Arenaria leptoclados (Reichenb.) Guss.	1900—3000	1	+	+	+
A. serpyllifolia L.	1900—3100	1	+	+	+
Dichoglottis alsinoides (Bunge) Walp.	1900—2900	1	+	+	+
Lepyrodiclis holosteoides (C. A. Mey.) Fisch. et Mey.	1900—3500	1	+	+	+
L. stellarioides Schrenk	2400—2800	1	–	–	+
Pleconax conica (L.) Šourková	2200—2300	1	–	+	–
P. coniflora (Nees ex Otth) Šourková	1900—2600	1	+	+	+
P. conoidea (L.) Šourková	1900—3000	1	+	+	+
Psammophiliella filipes (Boiss.) Ikonn.	1900—3800	1	+	+	+
P. floribunda (Kar. et Kir.) Ikonn.	1900—3500	1	+	+	–
Tytthostemma alsinoides (Boiss. et Buhse) Nevski	1900—3800	1	+	+	+
Vaccaria hispanica (Mill.) Rauschert	1900—3000	1	+	+	+
Ranunculaceae					
Adonis aestivalis L.	2800—3200	1	+	–	–
Anemone gortschakowii Kar. et Kir.	1900—3300	2	+	+	+
A. petiolulosa Juz.	2300—2400	2	+	–	–
Ceratocephala falcata (L.) Pers.	1900—3000	1	+	+	+
C. testiculata (Crantz) Bess.	2400—3100	1	–	–	+
Paropyrum anemonoides (Kar. et Kir.) Ulbr.	2000—4100	2	+	+	–
Ranunculus badachschanicus Ovcz. et Koczk.	2000—4200	2	+	+	–
R. jazgulemicus Ovcz.	2500—4000	2	+	+	–
R. komarovii Freyn	2000—2100	2	+	–	–
R. turkestanicus Franch.	3000—3900	2	+	+	–
Thalictrum isopyroides C. A. Mey.	2000—3100	2	+	+	–
Hypecoaceae					
Hypecoum leptocarpum Hook. fil. et Thoms.	2300—2500	1	–	–	+
H. parviflorum Kar. et Kir.	2400—2800	1	+	+	+
Papaveraceae					
Glaucium elegans Fisch. et Mey.	1900—2700	1	+	+	+
G. squamigerum Kar. et Kir.	1900—2500	2	+	–	–
Papaver litwinowii Fedde ex Bornm.	2000—3000	1	+	+	+
P. pavoninum Schrenk	1900—2600	1	+	+	+
Roemeria refracta DC.	1900—2400	1	+	+	–

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Fumariaceae					
Corydalis paniculigera Regel et Schmalh.	2400—3000	2	+	–	–
Fumaria vailantii Loisel.	2200—2900	1	+	+	+
Brassicaceae					
Alyssum dasycarpum Steph.	2200—2600	1	+	+	+
A. turkestanicum Regel et Schmalh.	2000—2900	1	+	+	+
Arabidopsis korshinskyi Botsch.	3500—3800	1	–	+	+
A. pumila (Steph.) N. Busch	2000—3400	1	+	+	+
A. thaliana (L.) Heynh.	2000—3800	1	+	+	+
A. wallichii (Hook. fil. et Thoms.) N. Busch	1900—3200	1	+	–	–
Arabis kamelinii Botsch.	2500	2	+	+	–
A. karategina Lipsky	2000—2500	2	+	–	–
Atelanthera perpusilla Hook. fil. et Thoms.	2000—3200	1	+	+	+
Brassica campestris L.	1900—3300	1	+	–	–
Buchingera axillaris Boiss.	2200—2400	1	–	+	–
Camelina sylvestris Wallr.	1900—2900	1	+	+	+
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	1900—3600	1	+	+	+
Carpoceras ceratocarpum (Pall.) N. Busch	2600—3000	1	–	+	–
Chorispora tenella (Pall.) DC.	1900—3300	1	+	+	+
Conringia persica Boiss.	1900—3000	1	+	+	+
C. planisiliqua Fisch. et Mey.	1900—3100	1	+	+	+
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl	1900—3000	1	+	+	+
Dichasianthus subtillissimus (M. Pop.) Ovcz. et Juniss.	2400—2900	1	–	–	+
Draba nemorosa L.	2100—2700	1	+	+	–
Drabopsis nuda (Belanger) Stapf	1900—3100	1	+	+	+
Erophila verna (L.) Bess.	1900—2000	1	+	–	–
Erysimum repandum L.	2500—2800	1	+	–	–
E. sisymbrioides C. A. Mey.	1900—3300	1	+	+	+
Euclidium syriacum (L.) R. Br.	1900—3500	1	+	+	+
Goldbachia pendula Botsch.	2400—3000	1	–	–	+
G. torulosa DC.	1900—2600	1	+	–	–
G. verrucosa Kom.	2000—3000	1	+	+	+
Hymenolobus procumbens (L.) Fourr.	2000—3000	1	+	+	+
Leptaleum filifolium (Willd.) DC.	2500—2700	1	–	–	+
Litwinowia tenuissima (Pall.) Woronow ex Pavl.	1900—3200	1	+	+	+
Meniocus linifolius (Steph.) DC.	2200—2400	1	–	+	–
Microsisymbrium minutiflorum (Hook. fil. et Thoms.) O. E. Schulz	2000—3800	1	+	+	+
Neotorularia aculeolata (Boiss.) Hedge ex I. Leonard	2000—2500	1	+	+	+
Neslia apiculata Fisch. et Mey.	1900—2000	1	+	–	–
Pachypterigium brevipes Bunge	2200—3000	1	+	+	+
P. densiflorum Bunge	2200—3000	1	+	+	+
Sisymbrium altissimum L.	1900—2500	1	+	–	–
Strigosella africana (L.) Botsch.	1800—3200	1	+	+	+
S. scorpioides (Bunge) Botsch.	2200—2800	1	+	+	+
S. strigosa (Boiss.) Botsch.	1900—3400	1	+	+	–
S. trichocarpa (Boiss. et Buhse) Botsch.	1900—2800	1	+	+	+

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Tauscheria lasiocarpa Fisch. ex DC.	1900—3300	1	+	+	+
Tetracme pamirica Vass.	2000—3400	1	+	+	+
T. quadricornis (Steph.) Bunge	2600—3200	1	–	–	+
Thlaspi arvense L.	2900—3000	1	+	–	–
Trichochiton inconspicuum Kom.	1900—3000	1	+	+	+
T. umbrosum (Kom.) Botsch. et Vved.	2000—2700	1	+	+	–
Crassulaceae					
Pseudosedum condensatum Boriss.	2000—3500	2	+	+	–
P. longidentatum Boriss.	1800—3200	2	+	+	–
P. kamelinii Palanov	2800—3700	2	–	+	–
Saxifragaceae					
Saxifraga sibirica L.	2200—4000	2	+	+	–
Fabaceae					
Astragalus bakaliensis Bunge	1900—3000	1	+	+	+
A. campylorrhynchus Fisch. et Mey.	2000—2800	1	+	–	+
A. campylotrichus Bunge	2000—2400	1	+	–	–
A. commixtus Bunge	2200—3000	1	–	+	+
A. dipelta Bunge	2400—2800	1	–	–	+
A. filicaulis Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir.	2000—3000	1	+	+	+
A. gracilipes Benth. ex Bunge	2500—2900	1	+	–	+
A. ophiocarpus Benth. ex Bunge	2000—2700	1	+	+	+
A. sesamoides Boiss.	2000—2600	1	+	+	–
A. tribuloides Delile	2400—2700	1	+	–	+
A. vachanicus Boriss. et A. Korol.	2700—2800	1	–	+	+
Medicago lupulina L.	1900—3100	1	+	+	+
M. minima (L.) Bartalini	2200—2300	1	–	+	–
Trigonella arcuata C. A. Mey.	2000—2700	1	+	+	+
T. foenum-graecum L.	2400—2600	1	–	–	+
T. geminiflora Bunge	1900—2800	1	+	+	+
T. grandiflora Bunge	2300—2800	1	–	–	+
T. noeana Boiss.	2200—2700	1	+	+	+
T. orthoceras Kar. et Kir.	1900—2500	1	+	+	–
Vicia sativa L.	1900—2800	1	+	+	+
Geraniaceae					
Erodium cicutarium (L.) L'Her.	2000—3000	1	+	+	+
E. litwinowii Woronow	2400—2900	1	–	–	+
E. oxyrhynchum Bieb.	2300—2600	1	–	–	+
Geranium pusillum L.	2200—2300	1	–	+	–
G. transversale (Kar. et Kir.) Vved.	2000—2800	2	+	+	+
Biebersteiniaceae					
Biebersteinia multifida DC.	2300—2600	2	+	+	–
Linaceae					
Linum corymbulosum Reichenb.	2000—2400	1	+	–	+
L. humile Mill.	1800—3000	1	+	–	–
Zygophyllaceae					
Tribulus terrestris L.	1800—2800	1	+	–	–

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Euphorbiaceae					
Euphorbia franchetii B. Fedtsch.	2000—2400	1	+	+	−
E. inderiensis Less. ex Kar. et Kir.	1800—2100	1	+	−	−
Thymelaeaceae					
Diarthron vesiculosum (Fisch. et Mey. ex Kar. et Kir.) C. A. Mey.	2000—2300	1	+	−	−
Thymelaea passerina (L.) Coss. et Germ.	1900—2100	1	+	−	−
Apiaceae					
Bunium badachschanicum R. Kam.	2200—2800	2	+	+	+
B. chaerophylloides (Regel et Schmalh.) Drude	2200—2400	2	+	−	−
B. setaceum (Schrenk) H. Wolff	2500—2700	2	+	+	−
Elaeosticta allioides (Regel et Schmalh.) Kljukov, M. Pimen. et V. Tichomirov	1900—2300	2	+	+	−
E. bucharica (Korov.) Kljukov, M. Pimen. et V. Tichomirov	2200—2800	2	+	+	−
E. hirtula (Regel et Schmalh.) Kljukov, M. Pimen. et V. Tichomirov	2200—2700	2	+	+	−
Primulaceae					
Primula kaufmanniana Regel	2500—3000	2	+	−	−
Gentianaceae					
Centaurium meyeri (Bunge) Druce	1900—2400	1	+	−	+
C. pulchellum (Sw.) Druce	1900—3000	1	+	−	−
Gentiana olivieri Griseb.	1900—3000	2	+	+	−
Boraginaceae					
Arnebia baldshuanica (Lipsky) Schischk. ex Nevski	2200—3000	1	+	−	−
A. coerulea Schipcz.	1900—3200	1	+	−	−
Asperugo procumbens L.	2000—3200	1	+	+	+
Buglossoides arvensis (L.) Johnst.	2600—3000	1	+	−	−
Heterocaryum rigidum A. DC.	1800—2500	1	+	−	−
Lappula badachschanica M. Pop. ex Ikonn.	2500—2800	1	+	+	+
L. brachycentre (Ledeb.) Guerke	1900—3900	1	+	−	−
L. consanguinea (Fisch. et Mey.) Guerke	3000—3800	1	+	−	−
L. kulikalonica Zak.	3000—3500	1	+	−	−
L. occultata M. Pop.	2200—3400	1	+	+	+
L. patula (Lehm.) Menyhárth	2500—2700	1	−	−	+
L. semiglabra (Ledeb.) Guerke	2400—2800	1	−	−	+
L. sinaica (DC.) Aschers. ex Schweinf.	1900—2700	1	+	+	+
L. spinocarpos (Forssk.) Aschers. ex Schweinf.	2000—2500	1	+	+	+
L. stricta (Ledeb.) Guerke	2000—4000	1	+	−	+
Lycopsis orientalis L.	1900—2900	1	+	+	+
Myosotis micrantha Pall. ex Lehm.	2200—3100	1	+	+	+
M. refracta Boiss.	2000—2200	1	+	−	−
Nonea caspica (Willd.) G. Don fil.	1900—3000	1	+	+	+

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Nonea melanocarpa Boiss.	2500—2900	1	–	+	+
Paracaryum bungei (Boiss.) Brand	2000—4000	1	+	–	+
P. intermedium (Fresen.) Lipsky	2000—3000	1	+	+	+
Paracynoglossum glochidiatum (Wall. ex Benth.) M. Pop.	1900—3500	1	+	–	–
Rochelia bungei Trautv.	1900—3500	1	+	+	+
R. campanulata M. Pop. et Zak.	2000—3300	1	+	+	+
R. cardiosepala Bunge	1900—3400	1	+	+	+
R. claviculata M. Pop. et Zak.	1900—2900	1	+	+	–
R. leiocarpa Ledeb.	2000—3300	1	+	+	+
R. leiosperma Golosk.	2000—2900	1	–	+	+
R. pamirica Dengubenko	2300—2500	1	–	+	–
R. peduncularis Boiss.	2300—2900	1	+	+	+
R. rectipes Stocks	2000—2900	1	+	+	+
R. retorta (Pall.) Lipsky	1900—2800	1	+	+	+
Lamiaceae					
Drepanocaryum sewerzowii (Regel) Pojark.	1900—2500	1	+	+	–
Elsholtzia densa Benth.	1800—2800	1	+	–	–
Lallemantia royleana (Benth.) Benth.	1900—3000	1	+	+	+
Lamium amplexicaule L.	1900—3000	1	+	–	–
Nepeta bracteata Benth.	2000—3000	1	+	+	+
N. daënensis Boiss.	1900—3600	1	+	+	+
N. globifera Bunge	1900—2400	1	+	–	–
N. micrantha Bunge	2000—3000	1	+	–	–
N. saturejoides Boiss.	1900—2900	1	+	+	+
N. spathulifera Benth.	1900—2800	1	+	–	+
Ziziphora tenuior L.	1900—3000	1	+	+	+
Solanaceae					
Hyoscyamus pusillus L.	1900—3400	1	+	+	+
Scrophulariaceae					
Pedicularis amoeniflora Vved.	2000—3600	2	+	+	–
P. pulchra Pauls.	1900—3900	2	+	+	–
Veronica arguteserrata Regel et Schmalh.	2000—3100	1	+	+	+
V. biloba L.	1900—3900	1	+	+	+
V. campylopoda Boiss.	1900—3700	1	+	+	+
V. ferganica M. Pop.	1900—3200	1	+	–	–
V. hispidula Boiss.	2500—2800	1	+	–	–
V. intercedens Bornm.	1900—3000	1	+	+	–
V. polita Fries	1900—2000	1	+	–	–
V. pusilla Kotschy	3400—4100	1	–	+	–
V. rubrifolia Boiss.	2000—3500	1	+	+	+
V. tenuissima Boriss.	2000—3400	1	+	+	+
Rubiaceae					
Asperula setosa Jaub. et Spach	1900—3000	1	+	+	+
Callipeltis cucullaris (L.) Rothm.	1900—3000	1	+	+	+
Galium aparine L.	1900—3000	1	+	+	+
G. ibicinum Boiss. et Hausskn	1900—3900	1	+	+	+

Виды	Высота произрастания, м над ур. м.	Жизненная форма	Районы		
			бассейн р. Бартанг	юго-западная оконечность Шугнанского хр. (Денгубенко, 1984)	Юго-Западный Памир (Абрамов, 1976)
Galium spurium L.	1900—4000	1	–	+	+
G. tricornutum Dandy	2500—3000	1	+	–	+
Valerianaceae					
Valeriana fedtschenkoi Coincy	3800—4300	2	+	–	–
V. ficariifolia Boiss.	2200—3000	2	+	+	+
Valerianella oxyrrhyncha Fisch. et Mey.	2200—2600	1	+	+	+
V. szovitsiana Fisch. et Mey.	1900—3000	1	+	+	–
Dipsacaceae					
Scabiosa olivieri Coult.	1900—2900	1	+	+	+
Asteraceae					
Acanthocephalus benthamianus Regel et Schmalh.	2400—2800	1	–	–	+
Cephalorrhynchus soongoricus (Regel) Kovalevsk.	2400—2900	1	–	–	+
Crepis pulchra L.	1900—3000	1	+	+	–
Cymbolaena griffithii (A. Gray) Wagenitz	2500—2900	1	–	–	+
Erigeron umbrosus (Kar. et Kir.) Boiss.	1900—2900	1	+	+	+
Filago arvensis L.	1900—3200	1	+	+	+
F. hudwarica (DC.) Wagenitz	1900—2500	1	+	+	+
F. pyramidata L.	2200—2400	1	+	+	+
Heteracia szovitsii Fisch. et Mey.	1900—2400	1	+	+	+
Heteroderis pusilla (Boiss.) Boiss.	2400—2900	1	–	–	+
Hyalea pulchella (Ledeb.) C. Koch	1900—3200	1	+	+	+
Koelpinia linearis Pall.	1900—3100	1	+	+	+
Lactuca auriculata DC.	1900—3000	1	+	+	+
L. glaucifolia Boiss.	2300—2700	1	–	–	+
L. undulata Ledeb.	1900—3000	1	+	+	+
Lagoseris ovata (Boiss. et Noe) Bornm.	2500—2800	1	–	–	+
Scorzonera ferganica Krasch.	1900—2600	2	+	+	+
S. gracilis Lipsch.	1900—3100	2	+	+	+
S. inconspicua Lipsch. ex Pavl.	2500—3000	2	–	–	+
S. pusilla Pall.	1900—2500	2	+	+	+
S. tragopogonoides Regel et Schmalh.	2000—2400	2	+	+	+
Senecio krascheninnikovii Schischk.	1900—3000	1	+	+	+
S. subdentatus Ledeb.	2400—2900	1	–	–	+
Steptorhamphus crambifolius Bunge	2200—2400	2	–	+	–
S. crassifolius (Trautv.) Kirp.	2200—2400	2	–	+	–
S. persicus (Boiss.) O. et B. Fedtsch.	2300—2600	2	+	–	–
Tragopogon gracilis D. Don	1900—2300	2	+	+	–

Примечание. Жизненная форма: 1 — эфемер, 2 — эфемероид.

27, *Liliaceae* — 22, *Fabaceae* — 20, *Scrophulariaceae* — 12, *Ranunculaceae* — 11. Число видов в каждом из остальных 30 семейств не превышает 10.

На Западном Памире в целом встречается 1640 видов высших растений (Иконников, 1991). Выявленные нами только на ограниченной территории эфемеры и эфемероиды составляют 18 % от этой величины.

ТАБЛИЦА 3

Распределение эфемеров и эфемероидов во флоре бассейна р. Бартанг по горным поясам

Жизненная форма	Всего в группе		Горные пояса					
	видов	% от общего количества видов	горно-полупустынный (1800—2800 м)		трагакантников (2800—3800 м)		криофитный (3800—4600 м)	
			видов в поясе	% от состава пояса	видов в поясе	% от состава пояса	видов в поясе	% от состава пояса
Эфемеры	174	69.6	165	70.2	120	73.0	9	40.9
Эфемероиды	77	30.4	70	29.8	45	27.0	13	59.1
Итого	251	100.0	235	100.0	165	100.0	22	100.0

Наибольшее число эфемеров и эфемероидов отмечено в бассейне р. Бартанг. Здесь насчитывается 251 вид, в их составе 174 эфемера и 77 эфемероидов. На юго-западной оконечности Шугнанского хр. насчитывается 209 видов, в составе которых 150 эфемеров и 59 эфемероидов. На Юго-Западном Памире встречаются 183 вида, из них 150 эфемеров. Общими для всех этих районов являются 125 видов (104 эфемера и 21 эфемероид). Кроме того, каждому из районов присущ набор видов, не встречающихся в других районах. Так, в бассейне р. Бартанг таких видов отмечено 42, на юго-западной оконечности Шугнанского хр. — 18, на Юго-Западном Памире — 32. Ряд видов характерен только для двух из трех сравниваемых районов. Так, общими для бассейна р. Бартанг и юго-западной оконечности Шугнанского хр. являются 188 видов, что указывает на более тесные связи этих районов; для юго-западной оконечности Шугнанского хр. и Юго-Западного Памира — 138, для бассейна р. Бартанг и Юго-Западного Памира — 169 (25 эфемероидов, 144 эфемера).

Для бассейна р. Бартанг в связи со сложным распределением элементов растительного покрова между разными участками очень трудно выделить единую схему вертикальной поясности растительности, что побудило О. Е. Агаханянца (1966; Агаханянц, Юсуфбеков, 1975) в своих работах для территории Западного Памира выделить две различные поясные колонки для разных участков рельефа гор.

В данной работе принята система поясной классификации П. Н. Овчинникова (1957а), положенная в основу составления «Флоры Таджикской ССР» (1957—1991). Для территории бассейна р. Бартанг можно принять следующее поясное распределение растительности.

На высотах 1800—2800 м над ур. м. развиты группировки низкотравных полусаванн обычно с участием в верхних ярусах *Artemisia vachanica* Krasch. ex Poljak., *A. scoparia* Waldst. et Kit. На мелкоземистых склонах в тени скал развиваются эфемероидные варианты этих полынников с господством *Carex pachystylis* и *Poa bulbosa* при значительном участии видов рода *Gagea* и других. В этом поясе и сосредоточена основная масса всех эфемеров и эфемероидов (235 видов или 93.9 %). По существу этот пояс является горно-полупустынным эфемеровым, в нем проявляется опустыненность средиземноморского типа в летний период (табл. 3).

В составе пояса участвуют и другие типы растительности. На щебнистых склонах распространены акантолимонники (*Acantholimon parviflorum* Regel, *A. hilariae* Ikonn.), сообщества хвойников (*Ephedra gerardiana* Wall. ex Stapf, *E. intermedia* Schrenk et C. A. Mey.), колючих астрагалов (*Astragalus lasiosemius* Boiss., *A. roschanicus* B. Fedtsch.). На осыпях в пределах высот 1800—2500 м над ур. м. встречаются кустарники (*Lonicera korolkowii* Stapf, *Rosa huntica* Chrshan. и др.) в сочетании в петрофитными группировками с *Ampelopsis*

ТАБЛИЦА 4

Распределение эфемеров и эфемероидов во флоре бассейна р. Бартанг по типам ареалов

№ п/п	Тип ареала	Всего видов		Жизненная форма				Горные пояса					
				эфемеры		эфемероиды		горных полупустынь (1800—2800 м над ур. м.)		трагакантников (2800—3800 м над ур. м.)		криофитный (3800—4600 м над ур. м.)	
		а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
1	Плюрирегиональный	6	2.7	6	3.4	—	—	5	2.1	3	1.8	1	4.5
2	Голарктический	7	2.8	7	4.0	—	—	7	2.9	5	3.0	—	—
3	Палеарктический	10	4.0	10	5.7	—	—	9	3.8	8	4.8	—	—
4	Евразиатский	1	0.4	—	—	1	1.3	1	0.4	—	—	—	—
5	Европейско-древнесредиземноморский	3	1.2	2	1.1	1	1.3	3	1.2	2	1.2	1	4.5
6	Евро-Кавказ-Среднеазиатский	2	0.8	2	1.1	—	—	2	0.8	2	1.2	—	—
7	Евро-Сибирь-Средиземноморский	1	0.4	1	0.6	—	—	1	0.4	1	0.6	—	—
8	Древнесредиземноморский	32	12.6	30	17.0	2	2.6	32	13.6	23	13.9	1	4.5
9	Понтическо-древнесредиземноморский	6	2.4	5	2.8	1	1.3	6	2.5	3	1.8	1	4.5
10	Восточносредиземноморский	36	14.2	32	18.2	4	5.2	35	14.8	25	15.1	1	4.5
11	Понтическо-восточносредиземноморский	2	0.8	1	0.6	1	1.3	2	0.8	—	—	—	—
12	Иранский	39	15.4	34	19.3	5	6.5	39	16.6	22	13.3	1	4.5
13	Иран-пригималайский	4	1.6	4	2.3	—	—	3	1.3	3	1.8	1	4.5
14	Иран-западнопамирский	2	0.8	2	1.1	—	—	2	0.8	1	0.6	—	—
15	Алтай-Урал-горносреднеазиатский	1	0.4	1	0.6	—	—	1	0.4	1	0.6	—	—
16	Алтай-горносреднеазиатский	6	2.4	3	1.7	3	3.9	5	2.3	3	1.8	1	4.5
17	Алтай-пригималайский	2	0.8	1	0.6	1	1.3	2	0.8	1	0.6	1	4.5
18	Сибирско-горносреднеазиатский	3	1.2	3	1.7	—	—	3	1.3	3	1.8	2	9.0
19	Центральноазиатский	1	0.4	1	0.6	—	—	1	0.4	1	0.6	—	—
20	Пригималайский	12	4.7	8	4.5	4	5.2	12	5.1	8	4.8	1	4.5
21	Горносреднеазиатский	30	11.8	10	5.7	20	25.9	26	1.1	20	12.1	2	9.0
22	Западнотяньшано-памироалайский	14	5.6	5	2.8	9	11.7	14	5.9	5	3.0	1	4.5
23	Памироалайский	9	3.6	4	2.3	5	6.5	7	3.0	7	4.2	2	9.0
24	Западно-памироалайский	12	4.7	1	0.6	11	14.3	7	3.0	9	5.4	2	9.0
25	Восточно-памироалайский	2	0.8	—	—	2	2.6	2	0.8	2	1.2	1	4.5

ТАБЛИЦА 4 (*продолжение*)

№ п/п	Тип ареала	Всего видов		Жизненная форма				Горные пояса					
				эфемеры		эфемероиды		горных полупустынь (1800—2800 м над ур. м.)		трагакантников (2800—3800 м над ур. м.)		криофитный (3800—4600 м над ур. м.)	
		а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
26	Памирский (Западный, Восточный)	4	1.6	2	1.2	2	2.6	4	1.7	4	2.4	—	—
27	Западнопамирский	2	0.8	1	0.6	1	1.3	1	0.4	1	0.6	1	4.5
28	Рушано-Шугнанский	3	1.2	—	—	3	3.9	3	1.3	2	1.2	1	4.5
	Итого	251	100.0	176	100.0	77	100.0	235	100.0	165	100.0	22	100.0

Примечание. а — число видов, б — доля видов, %.

vitifolia (Boiss.) Planch., *Rheum maximoviczii* Losinsk., *Perovskia virgata* Kudr., *Piptatherum grigorjevii* Tzvel., *Nepeta podostachys* Benth., *Rosa korshinskiana* Bouleng. и др. Здесь же нередко присутствуют степные участки с *Stipa caucasica* Schmalh., *S. badachschanica* Roshev., *S. lingua* Junge, *Piptatherum alpestre* (Grig.) Roshev. и др. В пределах пояса по долинам рек Бартанг и Пяндж встречаются тугайные рощи из *Populus pamirica* Kom., *Salix turanica* Nas., *S. capusii* Franch., *S. pycnostachya* Anderss., *Hippophaë rhamnoides* L., обычны заросли кустарников из *Rosa beggerana* Schrenk, *R. huntica*, *Ribes meyeri* Maxim., *Colutea paulsenii* Freyn et Sint., *Tamarix arceuthoides* Bunge, *Myricaria squamosa* Desv.

В поясе трагакантников (2800—3800 м над ур. м.) численность эфемеров и эфемероидов резко убывает. Здесь отмечено лишь 165 видов (65.5 % из всего видового разнообразия). Только 12 из них развиваются исключительно в этом поясе (6 эфемеров и 6 эфемероидов). Еще 5 (2 эфемера и 3 эфемероида) являются общими для пояса трагакантников и пояса криофитной растительности.

В составе пояса криофитной растительности, расположенном на высотах 3800—4600 м над ур. м. и выше, т. е. до высоты снеговой линии, отмечены 22 вида (7.8 % всей флоры эфемеров и эфемероидов). 17 из них встречаются во всех трех горных поясах (9 эфемеров).

Таким образом, наблюдается резкое убывание видового состава эфемеров и эфемероидов со сменой горных поясов от нижних к верхним. Это проявляется при движении по бассейну р. Бартанг с запада на восток.

По нашим предположениям, расселение части эфемеров шло через Ирано-Туранскую пустыню. Это доказывается тем, что основная масса эфемеров сосредоточена при впадении р. Бартанг в р. Пяндж, которая имеет непосредственное соприкосновение с Афганской частью Бадахшана.

Для проведения географического анализа все виды эфемеров и эфемероидов были распределены по 28 типам ареалов (табл. 4). В основу этого деления положена классификация Р. В. Камелина (1973), разработанная для анализа естественной флоры Средней Азии.

Из табл. 4 видно, что основную часть эфемеров и эфемероидов составляют виды с ареалами, ограниченными территорией Древнего

Средиземья — 107 видов (42.5 %). Из них с ареалами в восточной части Древнего Средиземья — 36 (14.2 %), по всему Древнему Средиземью — 32 (12.6 %), а иранских видов — 39 (15.4 %).

Второй по величине является группа видов с ареалом, ограниченным территорией горной Средней Азии, — 74 вида (29.3 %).

Видов с ареалами, ограниченными преимущественно умеренной зоной Старого Света, во флоре эфемеров и эфемероидов бассейна р. Бартанг насчитывается 35 (13.8 %). Наиболее многочисленны среди них виды с пригималайским типом ареала — 12 (4.7 %), алтай-горносреднеазиатским — 6 (2.4 %), алтай-пригималайским — 2 (0.8 %) и широко распространенные палеарктические виды — 10 (4.0 %).

Таким образом, наиболее тесные связи эфемеров и эфемероидов бассейна р. Бартанг наблюдаются с Ираном, Восточным Средиземноморьем, Древним Средиземьем, районом Горной Средней Азии, Западнотяньшано-Памироалаем, Западным Памироалаем, где они играют большую роль в сложении растительного покрова. Значительная доля видов связана в своем распространении с пригималайскими районами. Кроме того, большое участие в формировании эфемерово-эфемероидной флоры принимают автохтонные виды. В то же время непосредственно с Восточным Памиром связи этих видов растений очень слабы, несмотря на территориальную близость. Объяснением этому может служить тот факт, что на Восточном Памире наблюдается уже другой тип климата, при котором атмосферные осадки выпадают в весенне-летний период.

На Западном Памире число видов эфемеров и эфемероидов уменьшается с севера на юг, что связано и с высотным положением изученных районов (высота местности к югу в целом растет). Однако важно отметить одно обстоятельство. При в значительной мере случайном распределении эфемеров и эфемероидов по отдельным районам в Западном Памире обращает на себя внимание сосредоточение только в районах Ишкашима и Горана небольшого числа собственно пустынных и горно-пустынных видов. Из 32 видов эфемеров и эфемероидов, свойственных только этому району, 14 видов (*Anisantha sericea*, *Ceratocarpus utriculosus*, *Hypecoum leptocarpum*, *Goldbachia pendula*, *Tetracme quadricornis*, *Erodium oxyrrhynchum*, *E. litwinowii*, *Lappula patula*, *L. semiglabra*, *Cymbolaena griffithii*, *Heteroderis pusilla*, *Lactuca glaucifolia*, *Lagoseris ovata*, *Senecio subdentatus*) представляют собой именно ирано-туранские или турано-центральноазиатские пустынные виды. Среди них только *Hypecoum leptocarpum* — собственно центральноазиатский горно-пустынный вид. Часть этих видов — яркие псаммофилы, а некоторые (*Erodium litwinowii*, *Lactuca glaucifolia*) — гипсофилы. Сосредоточение подобных видов в Юго-Западном Памире объясняется по-разному: можно считать их реликтами наиболее ксеротермического периода развития флоры Западного Памира, сохранившимися на подходящих местообитаниях в глубине гор вследствие эффекта «дождевой тени»; можно считать значительную их часть результатом заноса по путям скотопрогона (а следовательно, антропогенными элементами). Для более точного решения фактов не хватает. Остальные виды, как правило, связанные с низкотравно-предгорными полусаваннами (*Bromus tyttanthus*, *Trigonella grandiflora*) или даже с шибляком (*Lepyrodiclis stellarioides*, *Dichasianthus subtilissimus*, *Astragalus dipelta*, *Acanthocephalus benthamianum*, *Cephalorrhynchus soongoricus*), также не могут прояснить нам происхождение этого характерного элемента флоры Ишкашима и Горана.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов Н. В. О флоре эфемеров Юго-Западного Памира // Систематика, анатомия и экология растений азиатской части СССР. Л., 1976. С. 103—132.

Агаханянц О. Е. Основные проблемы физической географии Памира. Душанбе, 1966. 237 с.

Агаханянц О. Е., Юсуфбеков Х. Ю. Растительность Западного Памира и опыт ее реконструкции. Душанбе, 1975. 297 с.

Вахрамеев В. А. Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время // Вопросы палеобиографии и биостратиграфии. М., 1957. С. 64—76.

Денгубенко А. В. Флора юго-западной оконечности Шугнанского хребта и ее географические связи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1984. 20 с.

Иконников С. С. Флора Бадахшана и Памира: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 1991. 71 с.

Исмоилов М. И. Флора бассейна р. Искандер. Деп. в Душанбе. 1985. № 2370-35. 235 с.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Каримов Х. Х. Ритм развития эфемероидов Западного Памиро-Алая. Душанбе, 1981. 143 с.

Коровин Е. П. Эфемеровая растительность как производительная сила пустынь Средней Азии и Казахстана. М.—Ташкент, 1934. С. 46—66.

Криштофович А. Н. Происхождение ксерофитных растительных формаций в свете палеоботаники // Пустыни СССР и их освоение. М.—Л., 1954. Вып. 2. С. 583—596.

Леонтьев В. А. Об «озимых» эфемерах в Кара-Кумах // Известия ВГО. 1940. Т. 74. № 6. С. 8—14.

Наврузшоев Д. Флора западной части Рушанского хребта: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1988. 20 с.

Наливкин Д. В. Обзор геологии Памира и Бадахшана // Тр. Всесоюз. геолого-развед. объед. 1932. Вып. 182. С. 46—76.

Наливкин Д. В. Палеогеография Средней Азии // Научные итоги работ Таджикско-Памирской экспедиции. М.—Л., 1936. С. 35—62.

Овчинников П. Н. Основные черты растительности и районы флоры Таджикистана // Флора Таджикской ССР. М.—Л., 1957а. Т. 1. С. 9—20.

Овчинников П. Н. О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии // Изд. Отд. естествен. наук АН ТаджССР. 1957б. № 18. С. 49—64.

Овчинников П. Н. Ущелье Варзоб как один из участков ботанико-географической области Древнего Средиземья // Флора и растительность реки Варзоб. Л., 1971. С. 396—449.

Пятаева А. Д., Гранитов И. И. К вопросу о природе эфемеров // Тр. Ташкентск. ун-та. 1962. Т. 193. С. 141—153.

Синицын В. М. Центральная Азия. М., 1959. 455 с.

Синицын В. М. История аридной области Центральной Азии в мезокайнозое // Чтения памяти В. А. Обручева, I—V, 1956—1960. М.—Л., 1961. С. 121—146.

Синицын В. М. Древние климаты Евразии. Л., 1965. Ч. 1. 167 с.; 1986. Ч. 2. 167 с.

Флора Таджикской ССР. Т. 1—10. Л., 1957—1991.

Четыркин В. М. Внутренние климатические различия и особенности условий вегетации в Средней Азии // Проблемы физической географии. М.—Л., 1950. Т. 15. С. 133—156.

Четыркин В. М. Средняя Азия (опыт комплексной географической характеристики и районирования). М.—Л., 1958. 206 с.

Condar V. The climate of the Mediterranean region // Bull. Amer. Met. Soc. 1943. Vol. 24. N 4. P. 127—145.

Памирский биологический институт
Хорог, Таджикистан

Получено 3 VII 1995

SUMMARY

207 species of ephemerous plants and 88 species of ephemeroid plants from 38 families and 143 genera were found in the West Pamir flora. Data on their distribution are presented. 28 areal types are established. The number of the species decreases from north to south. It appears to be connected with the decrease of the altitude (from 2600 to 1800 m).

УДК 581.5

К. А. Куркин

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ. КЛЮЧИ-ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ СИНТАКСОНОВ ЛУГОВ ОКСКОЙ ПОЙМЫ И РАЦИОНАЛЬНЫХ СПОСОБОВ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

K. A. KURKIN. AN ATTEMP OF ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF FLOOD MEADOW VEGETATION. KEYS FOR IDENTIFICATION OF ECOLOGICAL AND GENETIC SYNTAXA IN MEADOWS OF THE OKA RIVER FLOODPLAIN AND EFFICIENT WAYS TO USE THEM

Обоснованы целесообразность широкого применения дихотомически построенных ключей для определения экологических синтаксонов травянистой растительности, принципы и методические приемы построения таких ключей. Приведен комплексный ключ для определения экологических типов лугов Окской поймы и их пастбищных модификаций. Кроме того, даны экологические ключи-определители сбитых пастбищ (до групп типов) и старосеяных лугов. Особый ключ позволяет по геоботаническому описанию определить вид и разновидность антропогенной модификации. Даны ключи, по которым определяются укосо- и пастбищепригодность лугов. В заключение обоснованы географические границы применимости публикуемых ключей.

В систематике растений по дихотомически построенным ключам последовательно определяются семейство, род и вид. Для этого используются прежде всего внешние (морфологические) признаки растений, притом лишь устойчивые (наследуемые), не зависящие от условий произрастания. Целесообразно применить этот метод ключей-определителей и в классификации растительности, ибо только дихотомически построенные ключи с тезами и антитезами могут гарантировать надежную однозначность определения синтаксонов. Роль морфологических признаков у фитоценозов играют включенные в их состав виды. Однако если для растений устойчивыми являются признаки, не зависящие от условий произрастания, то у травянистых фитоценозов, наоборот, наиболее «надежны» виды, сопряженные с определенными условиями произрастания, а не виды-эвритопы.

Общеизвестна приуроченность к определенным почвам видов травянистой растительности. Исходя из этого, И. В. Ларин (1926, 1953) построил ключ-определитель почв по растительности для междуречья Волги и Урала. К сожалению, ему не удалось использовать только признаки растительности: в ряде случаев он опирался и на ландшафтно-топологические признаки. Составлению такого рода определителей Ларин придавал огромное значение, считая, что они будут иметь практическую значимость, даже бóльшую, чем определители растений.

К сожалению, долгие годы опыт Ларина не находил продолжения. Правда, 10 лет тому назад сторонники флористической классификации Браун-Бланке опубликовали определитель травяных фитоценозов Центральной Якутии (Гоголева и др., 1984), в котором высшие синтаксоны определяются с помощью ключей, а низшие — по обычным диагностическим таблицам. Последнее, видимо, не случайно. Но даже если бы авторам удалось построить последователь-

ное определение флористических синтаксонов по ключам от начала до конца, то ценность такого определителя была бы незначительной: если по определителю Ларина можно получить сведения о почвах, используя признаки растительности, то по определителю чисто флористических синтаксонов — ничего, кроме их названия! Ведь чисто флористические синтаксоны представляют собой формальные конвергентные комбинации диагностических видов, конкретно не сопряженные ни с типами фитоценозов, ни с типами экотопов.

Наша экологическая классификация растительности лугов Окской поймы (Куркин, Ярошенко, 1992) в своей основе также является флористической, но каждый ее синтаксон реален, ибо сопряжен с конкретным типом и фитоценоза, и экотопа. Поэтому, определив по флористическим критериям нашей классификации тот или иной синтаксон, можно узнать не только его название, но и особенности как фитоценоза, так и экотопа, а с их учетом — возможности и способы его использования и улучшения (Куркин, 1988; Куркин, Левицкая, 1989; Куркин, Ярошенко, 1992).

В первом варианте ключа-определителя экологических типов лугов Окской поймы (Куркин, 1989) последовательность определения соответствовала иерархии классификационной схемы ВНИИкормов (Классификация..., 1976): сначала «отсекался» весь класс краткопоемных лугов (Л—3), затем он «рассекался» на подклассы (Л—3а, Л—3б, Л—3г). Однако эти подклассы экологически весьма различны, и потому общая характеристика класса краткопоемных лугов оказалась громоздкой и расплывчатой. С учетом этого в более поздних вариантах сначала отсекались экологически наиболее специфичные группы синтаксонов: 1) пустошные и обедненные луга, диагностируемые индикаторами бедных (и небогатых) почв; 2) аллювиафильные луга, характеризующиеся преобладанием длиннокорневищных злаков и индикаторов деятельной аллювиальности. И только после этого остальные луга разделялись по степени поемности.

По этой схеме сначала был построен ключ-определитель экологических типов лугов укосного пользования и неиспользуемых низкотравных лугов. Далее, после разработки классификации пойменных пастбищ как модификаций соответствующих экологических типов для них был построен аналогичный ключ-определитель. Последующий анализ показал, что индикаторы экологических типов умеренно выпасаемых пастбищ в той или иной мере совпадают с индикаторами тех же типов укосных лугов, хотя часть индикаторов выпадает и появляются новые, уже чисто пастбищные. В связи с этим возникла мысль о возможности построения единого ключа-определителя. Такой ключ и приводится далее.

КЛЮЧ-ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЛУГОВ ОКСКОЙ ПОЙМЫ И ИХ ПАСТБИЩНЫХ МОДИФИКАЦИЙ

1. В травостое имеются те или иные индикаторы кислых и бедных (или небогатых) почв (*Anthoxanthum odoratum* L., *Nardus stricta* L., *Hieracium pilosella* L., *Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Agrostis tenuis* Sibth., *Luzula pallescens* Sw., *Carex pallescens* L., *C. leporina* L., *C. nigra* (L.) Reichard, *Campanula patula* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Plantago lanceolata* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Dianthus deltoides* L., *Viola epipsila* Ledeb., *Geum rivale* L., *Juncus filiformis* L., *J. effusus* L., *Polygonum minus* L.) . . . . 2.
— Индикаторы кислых и бедных (или небогатых) почв отсутствуют . . . . . . 11.
2. Характерны те или иные индикаторы сухих лугов (*Artemisia campestris* L., *Hieracium pilosella*, *Antennaria dioica*, *Dianthus deltoides*) . . . . 3.
— Индикаторы сухих лугов отсутствуют. Характерны те или иные индикаторы сырых лугов (*Juncus filiformis*, *J. effusus*, *Geum rivale*, *Viola epipsila*, *Carex nigra*, *C. acuta* L.). Доминирует *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. . . . . . 6.
3. Характерны растения преимущественно песчаных почв (*Sedum acre* L., *Hieracium pilosella*, *Artemisia campestris*, *Helichrysum arenarium* (L.)

Moench, *Erophila verna* (L.) Bess., *Herniaria glabra* L., *Scleranthus annuus* L., *Rumex acetosella* L.) . . . . 4.

— Характерны индикаторы суглинистых почв (*Campanula patula*, *Leucanthemum vulgare*, *Festuca pratensis* Huds., *Carex pallescens*). Доминирует *Anthoxanthum odoratum*. — Тип 3а (пустошный легко суглинистый).

4. Характерны *Artemisia campestris* и те или иные индикаторы особой краткопоемности (лишайники, *Solidago virgaurea* L., *Oenothera biennis* L., *Cytisus ruthenicus* Fisch., виды родов *Erophila* DC., *Herniaria* L., *Scleranthus* L. — Тип 1 (псаммофитно-пустошный особо краткопоемный). Модификации: *а*) при отсутствии выпаса характерен мощный лишайниковый покров (*Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. alpestris* (L.) Rabh., *Cetraria islandica* (L.) Ach. и др.), в который «погружен» крайне разреженный равниннополынно-едкоочитково-тонкополевицевый травостой; *б*) при умеренном выпасе лишайниковый покров исчезает, а травостой трансформируется в равниннополынно-узколистномятликово-тонкополевицевый с псаммофитными малолетниками (*Berteroa incana* (L.) DC., виды родов *Herniaria*, *Scleranthus*, *Erophila*).

— Индикаторы особой краткопоемности отсутствуют . . . . 5.

5. Доминирует *Hieracium pilosella*. — Тип 2 (псаммофитно-пустошный собственно краткопоемный). Модификации: *а*) тонкополевицево-волосистоястребинковая с моховым покровом из *Thuidium abietinum* Brid. (при отсутствии выпаса); *б*) едкоочитково-волосистоястребинково-тонкополевицевая (при выпасе).

— Доминирует *Nardus stricta*. — Тип 3 (псаммофитно-пустошный умеренно краткопоемный). Пастбищные модификации выражены слабо, поскольку под влиянием умеренного выпаса преобладание белоуса усиливается: *а*) с обилием сухих побегов белоуса прошлых лет (при отсутствии выпаса); *б*) с отсутствием или малым обилием сухих побегов белоуса (при выпасе).

6(2). Доминируют злаки. — Группа типов злаково-щучковых сыроватых лугов . . . . 7.

— Наряду с щучкой доминируют осоки или ситники. — Группа типов осоково-щучковых (сырых) лугов . . . . 9.

7. Доминируют *Nardus stricta* и *Deschampsia cespitosa*. — Тип 4 (притеррасный на песчаных почвах). Под влиянием выпаса белоус частично замещается более евтрофными видами злаков (*Agrostis tenuis*, *Poa pratensis* L., *Phleum pratense* L.).

— *Nardus stricta* отсутствует . . . . 8.

8. Доминируют *Deschampsia cespitosa* и *Anthoxanthum odoratum*. — Тип 4а (притеррасный на легко суглинистых почвах).

— *Anthoxanthum odoratum* отсутствует или встречается в небольшом обилии. Характерны индикаторы тяжелосуглинистых почв (*Geum* rivale, *Trifolium repens* L.). — Тип 5 (приматериковый на суглинистых почвах). Модификации: *а*) красноовсяницево-щучковая (слабый выпас); *б*) ползучеклеверно-щучковая (умеренный выпас); *в*) щучково-осеннекульбабово-ползучеклеверная (интенсивный выпас).

9(6). Обилен *Carex nigra*. — Пастбищные модификации типов 6а и 6б.

— *Carex nigra* отсутствует или встречается единично . . . . 10.

10. Характерны индикаторы сильно кислых сырых (оторфованных) песчаных почв (*Juncus filiformis*, *J. effusus*, *Viola epipsila*, *Carex leporina*). — Тип 6а. Ситниково-щучковый (притеррасный).

— Ситники отсутствуют. Характерен *Geum rivale* — индикатор сырых суглинистых слабо кислых почв. — Тип 6б. Стройноосоково-щучковый с гравилатом речным (приматериковый).

11(1). Характерны индикаторы деятельной аллювиальности (*Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin, *Petasites spurius* (Retz.) Reichenb., *Artemisia procera* Willd., *Calystegia sepium* (L.) R. Br., *Xanthium strumarium* L., *X. albinum* (Widd.) Scholz) и преобладание длиннокорневищных злаков. — Класс аллювиофильных лугов . . . . 12.

— Индикаторы деятельной аллювиальности отсутствуют . . . . 17.

12. Характерны индикаторы песчаных аллювиев (*Petasites spurius*, *Artemisia procera*, *Xanthium strumarium*, *X. albinum*) . . . . 13.

— Индикаторы песчаных аллювиев отсутствуют или единичны. Характерны индикаторы суглинистых аллювиев (*Cenolophium denudatum*, *Chaerophyllum prescotti* DC., *Galium rubioides* L., *Vicia cracca* L., *Calystegia sepium*, *Inula britannica* L., *Ranunculus repens* L.) . . . . 15.

13. Характерны индикаторы краткопоемности (*Potentilla argentea* L., *Medicago falcata* L., *Echinops sphaerocephalus* L.). — Тип 13 (краткопоемный, обратнодвуслойный песчано-суглинистый). Модификации: *а*) кострецово-раннеосочково-наземновейниковая (при отсутствии выпаса); *б*) тысячелистниково-наземновейниково-узколистномятликовая с лапчаткой серебристой (при умеренном выпасе); *в*) пастушесумково-непахучеромашково-дескурайниевая (при интенсивном выпасе).

— Индикаторы краткопоемности отсутствуют . . . . 14.

14. Из злаков обильны *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub и *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. — Тип 15 (среднепоемный песчаный). Модификации: *а*) наземновейниково-высокополынно-кострецовая (при отсутствии выпаса); *б*) пырейно-кострецово-высокополынная с гусиной лапкой (при умеренном выпасе); *в*) дурнишниково-гусинолапчатковая (при интенсивном выпасе).

— Из злаков обильны *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert или *Agrostis stolonifera* L. — Тип 17 (умеренно долгопоемный песчаный). Модификации: *а*) канареечниково-высокополынная (при отсутствии выпаса); *б*) мятово-дурнишниково-ползучеполевицевая (при умеренном выпасе); *в*) мятово-гусинолапчатковая (при интенсивном выпасе).

15(12). Характерны *Cenolophium denudatum*, *Tanacetum vulgare* L., *Chaerophyllum prescotti*, *Silene vulgaris* (Moench) Garcke. Единичны индикаторы краткопоемности (*Seseli libanotis* (L.) Koch и др.). *Phalaroides arundinacea* отсутствует. — Тип 14 (краткопоемный слоистый). Модификации: *а*) кострецовая с бутенем Прескота (при отсутствии выпаса); *б*) пырейно-дурнишниковая (при выпасе).

— Индикаторы краткопоемности отсутствуют. *Phalaroides arundinacea* обилен . . . . 16.

16. Из злаков наряду с *Phalaroides arundinacea* обильны *Bromopsis inermis* и *Elytrigia repens* (L.) Nevski. *Agrostis stolonifera* отсутствует. — Тип 16 (среднепоемный суглинистый). Модификации: *а*) кострецово-пырейно-канареечниковая (при отсутствии выпаса); *б*) британскодевясилово-ползучеразнотравно-пырейная (при выпасе).

— *Bromopsis inermis* отсутствует. Из злаков доминирует *Phalaroides arundinacea* или *Agrostis stolonifera*. — Тип 18 (умеренно долгопоемный суглинистый). Модификации: *а*) канареечниковая (при отсутствии выпаса); *б*) канареечниково-ползучеполевицевая (при умеренном выпасе).

17(11). Характерны те или иные индикаторы краткопоемных лугов (*Trifolium montanum* L., *Astragalus danicus* Retz., *Bunias orientalis* L., *Thalictrum minus* L., *Centaurea scabiosa* L., *C. pseudomaculosa* Dobrocz., *Campanula glomerata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Phlomis tuberosa* L., *Seseli libanotis*, *Fragaria viridis* Duch., *Dianthus fischeri* Spreng., *Scabiosa ochroleuca* L., *Potentilla argentea*, *Sedum*

acre, *Berteroa incana*, *Rumex acetosella*, *Plantago media* L., *Carduus nutans* L., *Draba nemorosa* L., *Alyssum desertorum* Stapf, *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl, *Lepidium ruderale* L. и др.). — Класс остепненно-краткопоемных лугов . . . . 18.

— Индикаторы остепненно-краткопоемных лугов отсутствуют или некоторые из них встречаются единично . . . . 23.

18. Характерен *Sedum acre* и другие индикаторы песчаных почв (*Potentilla argentea*, *Berteroa incana*, *Rumex acetosella* L.). — Группа типов псаммофитно-остепненная . . . . 19.

— *Sedum acre* отсутствует. Остальные индикаторы песчаных почв если и встречаются, то в небольшом обилии . . . . 20.

19. Характерны индикаторы особой краткопоемности (*Artemisia campestris*, *A. austriaca*, *Poa bulbosa* L., *Festuca valesiaca*, *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv., *Cytisus ruthenicus*). — Тип 7 (псаммофитно-остепненный особо краткопоемный). Модификации: *а*) серебристолапчатково-едкоочитковая с полынью равнинной и типчаком (при отсутствии выпаса или слабом выпасе); *б*) узколистномятликово-серебристолапчатково-едкоочитковая с типчаком (при умеренном выпасе); *в*) узколистномятликово-серебристолапчатковая с полынью австрийской (при интенсивном выпасе); *г*) луковичномятликовая (при «сбое»).

— Индикаторы особой краткопоемности отсутствуют. — Тип 8 (псаммофитно-остепненный умеренно краткопоемный). Модификации: *а*) серебристолапчатково-раннеосочково-наземновейниковая с очитком едким (при отсутствии выпаса или слабом выпасе); *б*) тысячелистниково-серебристолапчатково-узколистномятликовая с очитком едким (при умеренном выпасе); *в*) узколистномятликовая с лапчаткой серебристой (при интенсивном выпасе).

20(18). Доминируют индикаторы суглинистых почв (*Geranium pratense* L., *Festuca pratensis*, *Bunias orientalis*, *Silene vulgaris*, *Thalictrum minus*, *Seseli libanotis*, *Campanula glomerata*, *Vicia cracca*, *Dactylis glomerata* L., *Trifolium repens*). Индикаторы песчаных почв отсутствуют. — Группа типов слабо остепненная (суглинистая, лемнофильная) . . . . 21.

— Характерны те или иные индикаторы двуслойных почв (*Astragalus danicus*, *Plantago media*, *Filipendula vulgaris* Moench, *Koeleria delavignei*, *Polygala comosa* Schkuhr., *Trifolium montanum*). В небольшом обилии могут встречаться некоторые индикаторы как песчаных почв (*Potentilla argentea*, *Berteroa incana*), так и суглинистых (*Festuca pratensis*, *Thalictrum minus*, *Seseli libanotis*). — Группа типов собственно остепненная (двуслойная суглинисто-песчаная) . . . . 22.

21. Характерно обилие *Bunias orientalis*. Встречаются индикаторы особой краткопоемности (*Knautia arvensis*, *Centaurea scabiosa*, *Astragalus cicer* L., *Phlomis tuberosa*). — Тип 11 (суглинистый особо краткопоемный). Модификации: *а*) свербигово-луговоовсяницево-луговогераниевая с василистником малым и зопником клубненосным (при отсутствии выпаса); *б*) низовозлаковая со свербигой или василистником малым (при умеренном выпасе); *в*) узколистномятликово-птичьегречиховая с *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl (при сбое).

— *Bunias orientalis*, *Plhomis tuberosa* и индикаторы особой краткопоемности отсутствуют. — Тип 12 (суглинистый умеренно краткопоемный). Модификации: *а*) луговоовсяницево-узколистномятликово-пырейная с геранью луговой и земляникой зеленой (при отсутствии выпаса); *б*) тысячелистниково-пырейно-узколистномятликовая (при умеренном выпасе); *в*) узколистномятликово-птичьегречиховая (при «полусбое»); *г*) птичьегречиховая (при «сбое»).

22(20). Доминирует *Festuca valesiaca*. Характерны *Potentilla argentea* и те или

иные индикаторы особой краткопоемности (*Artemisia campestris*, *Scabiosa ochroleuca*, *Coronilla varia* L., *Astragalus cicer*, *Poa bulbosa*). — Тип 9 (двуслойный особо краткопоемный). Модификации: *а*) настоящеподмаренниково-типчаковая с лапчаткой серебристой и астрагалом датским (при отсутствии выпаса или слабом выпасе); *б*) тысячелистниково-пырейно-типчаковая с лапчаткой серебристой (при умеренном выпасе); *в*) птичьегречихово-узколистномятликовая с *Descurainia sophia* (при полусбое); *г*) птичьегречиховая (при сбое).

— *Festuca valesiaca* и прочие индикаторы особой краткопоемности отсутствуют. — Тип 10 (двуслойный умеренно краткопоемный). Модификации: *а*) настоящеподмаренниково-низовозлаково-зеленоземляничная (при отсутствии выпаса); *б*) тысячелистниково-низовозлаковая (при умеренном выпасе); *в*) узколистномятликовая (при интенсивном выпасе); *г*) пастушесумково-птичьегречихово-дескурайниевая с мятликом узколистным (при полусбое); *д*) птичьегречиховая (при сбое).

23(17). Обильны те или иные мезофиты, характерные для среднепоемных лугов (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus acris* L., *R. auricomus* L., *Centaurea jacea* L.). — Класс настоящих (среднепоемных) лугов . . . . 24.

— Мезофиты, характерные для среднепоемных лугов, отсутствуют или малообильны . . . . 25.

24. Встречаются *Achillea millefolium* и *Galium verum*, более характерные для краткопоемных лугов. — Тип 19 (укороченно среднепоемный). Модификации: *а*) луговоовсяницево-пырейно-тимофеевковая (при отсутствии выпаса); *б*) ползучеклеверно-пырейно-щучковая (при умеренном и интенсивном выпасе); *в*) большеподорожниково-щучково-птичьегречиховая (при сбое).

— *Achillea millefolium* и *Galium verum* отсутствуют. Характерны *Ranunculus repens*, *Poa palustris*, *Carex vulpina* L. — Тип 20 (удлиненно среднепоемный). Модификации: *а*) лисохвостно-щучково-пырейная (при отсутствии выпаса или слабом выпасе); *б*) ползучеразнотравно-щучковая (при умеренном и интенсивном выпасе); *в*) большеподорожниково-щучковая с птичьей гречихой (при сбое).

25(23). Характерны индикаторы болотного увлажнения и особой долгопоемности (*Alisma plantago-aquatica* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir., *Butomus umbellatus* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb., *Equisetum fluviatile* L., *Cicuta virosa* L., *Leersia oryzoides* (L.) Sw., *Iris pseudacorus* L.). — Класс болотных (особо долгопоемных) лугов . . . . 27.

— Индикаторы болотного увлажнения и особой долгопоемности отсутствуют или некоторые из них встречаются единично. — Класс болотистых (умеренно долгопоемных) лугов . . . . 26.

26. Доминируют *Carex acuta*, *C. vesicaria* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (при выпасе — *Agrostis stolonifera*). Встречаются те или иные индикаторы слабой аллювиальности (*Carex cespitosa* L., *Calamagrostis canescens* (Web.) Roth, *Equisetum palustre* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Scrophularia nodosa* L., *Juncus effusus*, *J. filiformis*, *Scirpus sylvaticus* L., *Carex nigra*, *Comarum palustre* L.). — Тип 22 (умеренно долгопоемный слабо аллювиальный). Модификации: *а*) таволгово-крупноосоковая (при отсутствии выпаса); *б*) щучково-ползучеполевицевая с камышом лесным (при выпасе).

— Доминируют *Carex vulpina*, *Ranunculus repens*, *Poa palustris*. Индикаторы слабой аллювиальности отсутствуют. — Тип 21 (умеренно долгопоемный умеренно аллювиальный). Модификации: *а*) болотномятликово-ползучелютиково-лисьеосоковая (при отсутствии выпаса и сла-

бом выпасе); *б)* ползучеполевицево-ползучелютиковая с осокой лисьей и мятликом болотным (при умеренном выпасе); *в)* гусинолапчатково-ползучеполевицевая (при интенсивном выпасе).

27(25). *Glyceria maxima* отсутствует. — Тип 23 (особо долгопоемный прибрежный). Модификации: *а)* ползучелютиково-топянохвощево-мятовая с ситнягом болотным (при отсутствии выпаса); *б)* ползучеполевицево-ползучелютиково-мятовая с хвощем топяным (при умеренном выпасе); *в)* ползучеполевицевая (при интенсивном выпасе).

— *Glyceria maxima* обилен . . . . 28.

28. Доминирует *Carex acuta. Glyceria maxima* — субдоминант. — Тип 24 (особо долгопоемный старичный, приозерный). Модификации: *а)* канареечниково-манниково-стройноосоковая (при отсутствии выпаса); *б)* манниково-ползучеполевицево-стройноосоковая (при умеренном выпасе).

— Доминирует *Glyceria maxima.* — Тип 25 (особо долгопоемный притеррасный). Модификации: *а)* стройноосоково-манниковая (при отсутствии выпаса); *б)* ползучеполевицево-манниковая (при умеренном выпасе).

Достаточно четко сформулированные тезы и антитезы данного ключа гарантируют быстрое и безошибочное определение экологических типов. Однако по данному ключу можно определить только модификации *а* (исходные — укосные, без выпаса или лишь со слабым выпасом, ПД[1] до 4.0) и *б* (умеренно выпасаемые — ПД 4.1—5.0), поскольку при более интенсивной пастбищной дигрессии основная часть исходных индикаторов, на которых строится определение экологических типов, выпадает, а из-за ослабления конкурентной замкнутости разрастаются пасквальные эксплеренты, имеющие относительно широкую экологическую амплитуду.[2] Этим определяется относительная конвергентность стадий интенсивной пастбищной дигрессии. Но участки «полусбоев» и «сбоев» занимают незначительную часть площади пастбищных массивов Окской поймы и расположены в непосредственной близости от летних лагерей и скотопрогонных троп. Поэтому в полевых условиях не представляет труда идентифицировать участки сбоев и полусбоев с прилегающими участками пастбищ, находящихся на стадии умеренной пастбищной дигрессии (ПД 4.1—5.0) и сохранивших в травостоях виды-индикаторы экологических типов.

Однако если при полевом геоботаническом обследовании эта идентификация сбоев и полусбоев не проведена, то возникает необходимость ее проведения при камеральной обработке. Для этой цели нами разработан специальный ключ, по которому сбои и полусбои экологически дифференцируются, но уже в ряде случаев не до типов, а лишь до групп типов или даже до экологических классов.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ТИПОВ СБИТЫХ ПАСТБИЩ ОКСКОЙ ПОЙМЫ[3]

1. В травостое обильны те или иные индикаторы краткопоемных лугов (*Potentilla argentea*, *Draba nemorosa* L., *Artemisia austriaca* Jacg., *Festuca valesiaca*,

[1] ПД — ступени пастбищной дигрессии по шкале Раменского (Раменский и др., 1956).

[2] Это положение, ставшее общепринятым, нуждается в уточнении. Во-первых, не все пасквальные эксплеренты — эвритопы. Например, *Plantago major* L. является неплохим индикатором суглинистых почв в пойме. А такой эвритоп, как *Polygonum aviculare* L. s. l., представляет собой целый комплекс мелких антропогенных видов, каждый из которых в той или иной мере экотопически специфичен (Ворошилов, 1954; Цвелев, 1979; Определитель..., 1986).

[3] В данном ключе отсутствуют псаммофитно-пустошные пастбища (типы 1—3), поскольку из-за крайне низких кормовых качеств травостоев на них, как правило, перевыпас не отмечается.

Berteroa incana, *Echium vulgare* L., *Cichorium intybus* L., *Descurainia sophia*, *Pimpinella saxifraga* L., *Lepidium ruderale*, *Plantago media* L.) . . . . 2.

— Индикаторы краткопоемных лугов отсутствуют (или единичны) . . . . . . 4.

2. Доминируют индикаторы песчаных почв (*Artemisia austriaca*, *Potentilla argentea*, *Herniaria glabra* L., *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm.). Индикаторы суглинистых почв отсутствуют. — Группа типов узколистномятликово-серебристолапчатковых пастбищ — на песчаных почвах (типы 7 и 8).

— В травостое имеются индикаторы суглинистых почв (*Polygonum aviculare* и *Lepidium ruderale*) . . . . 3.

3. Характерны *Plantago major* и другие индикаторы суглинистых почв (*Phleum pratense*, *Poa annua* L., *Alopecurus pratensis* L., *Chenopodium album* L.). Индикаторы песчаных почв полностью отсутствуют. — Группа типов узколистномятликово-птичьегречиховых пастбищ с подорожником большим и тимофеевкой луговой на суглинистых почвах (типы 11 и 12).

— *Plantago major* отсутствует. В травостое встречаются некоторые индикаторы песчаных почв. Из индикаторов суглинистых и двуслойных почв присутствуют *Polygonum aviculare*, *Lepidium ruderale*, *Trifolium montanum*, *Ranunculus polyanthemos* L. — Группа типов узколистномятликово-птичьегречиховых пастбищ с клевером горным и лапчаткой серебристой — на двуслойных почвах (типы 9 и 10).

4(1). Характерны индикаторы сырых лугов краткопоемного притеррасья (*Carex nigra*, *Polygonum hydropiper* L.). — Класс болотистых обедненных лугов . . . . 5.

— Индикаторы сырых лугов краткопоемного притеррасья отсутствуют . . . . . 6.

5. Доминируют *Deschampsia cespitosa* и *Trifolium repens*. Характерен *Festuca rubra*. — Тип 5. Модификация осеннекульбабово-щучково-ползучеклеверная с овсяницей красной.

— Характерны *Carex nigra*, *Bidens tripartita* L., *Polygonum hydropiper*, *Agrostis stolonifera*. — Пастбищные модификации типов 6а и 6б.

6(4). Характерны виды среднепоемных лугов (*Phleum pratense*, *Poa pratensis*, *Leontodon autumnalis* L.) . . . . 7.

— Характерны виды долгопоемных лугов (*Beckmannia eruciformis* (L.) Host., *Alisma plantago-aquatica*, *Carex acuta*, *Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Glyceria maxima*, *Alopecurus geniculatus* L.) . . . . 10.

7. Характерны индикаторы деятельной аллювиальности (*Xanthium strumarium*, *Artemisia procera*). *Deschampsia cespitosa* отсутствует . . . . 8.

— *Deschampsia cespitosa* обилен. Индикаторы деятельной аллювиальности отсутствуют . . . . 9.

8. Доминируют *Xanthium strumarium* и *Potentilla anserina*. Отсутствуют *Polygonum aviculare* и *Plantago major*. — Тип 15. Дурнишниково-гусинолапчатковая модификация.

— Доминируют *Plantago major* и *Polygonum aviculare*. Отсутствуют (или встречаются единично) *Xanthium strumarium* и *Potentilla anserina*. — Тип 16. Модификация большеподорожниково-птичьегречиховая.

9(7). Доминируют *Deschampsia cespitosa*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*. — Тип 19 (укороченно среднепоемный). Модификация большеподорожниково-птичьегречихово-щучковая.

— Содоминируют *Deschampsia cespitosa* и *Agrostis stolonifera*. — Тип 20 (удлиненно среднепоемный). Модификация ползучеклеверно-ползучеполевицево-щучковая.

10(6). Характерны индикаторы болотного увлажнения и особой долгопоемности (*Glyceria maxima*, *Alisma plantago-aquatica*, *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*). — Класс болотных особо долгопоемных лугов (типы 24 и 25).

— Индикаторы болотного увлажнения и особой долгопоемности отсутствуют . . . . 11.

11. Характерны индикаторы песчаных аллювиев. — Тип 17 (аллювиафильный, умеренно долгопоемный, песчаный). Модификация гусинолапчатково-ползучеполевицевая с дурнишником, мятой полевой и полынью высокой.
— Индикаторы песчаных аллювиев отсутствуют. — Тип 18 (аллювиафильный, умеренно долгопоемный, суглинистый). Модификация гусинолапчатково-ползучеполевицевая с лютиком ползучим.

В Окской пойме наряду с природными лугами имеются сеяные луга. В первые годы после посева трав установить экологический тип таких лугов можно только «экотопологически», но не по растительности, так как при удачном посеве они будут представлять собой практически чистые травостои тех видов трав, которые были высеяны, а при неудачном — заросли таких относительно эвритопных эксплерентов, как *Glechoma hederacea*, *Lysimachia nummularia* L. и *Ranunculus repens*. Однако с годами на старосеяных лугах появляются индикаторы исходных экологических типов, что позволяет провести их определение. Эта задача упрощается тем, что под залужение отводились луга преимущественно с суглинистыми почвами. На основе наших описаний старосеяных лугов в Окской пойме был разработан следующий небольшой ключ.

КЛЮЧ-ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ СТАРОСЕЯНЫХ ПОЙМЕННЫХ СЕНОКОСОВ

1. Среди сеяного злакового травостоя встречаются индикаторы краткопоемности (*Bunias orientalis*, *Thalictrum minus*, *Dianthus fischeri*, *Seseli libanotis*, *Phlomis tuberosa*, *Tragopogon orientalis* L., *Trifolium montanum*, *Eryngium planum* L., *Fragaria viridis*) . . . . 2.
— Индикаторы краткопоемности отсутствуют . . . . 3.
2. Характерны индикаторы особо краткой поемности (*Phlomis tuberosa*, *Thalictrum minus* и *Bunias orientalis*). — Тип 11 (особо краткопоемный).
— Виды, характерные для особо краткопоемных лугов, отсутствуют или встречаются единично. Характерны индикаторы умеренной краткопоемности (*Ranunculus polyanthemos*, *Plantago media*, *Seseli libanotis*). — Тип 12 (умеренно краткопоемный).
3(1). Встречаются *Phalaroides arundinacea*, *Ranunculus repens*, *Symphytum officinale* L., *Carex acuta*, *Agrostis stolonifera*, *Beckmannia eruciformis*, *Bidens tripartita*. — Типы 18, 20 и 21 (удлиненно среднепоемные и умеренно долгопоемные).
— Вышеперечисленные виды отсутствуют. Характерны *Convolvulus arvensis* L., *Heracleum sibiricum* L., *Cichorium intybus*. — Тип 19 (укороченно среднепоемный).

При геоботаническом полевом обследовании всегда ясно, к каким виду и разновидности антропогенных модификаций относится описываемый луг, а также, по какому из вышеприведенных ключей следует определять его экологический тип. Однако если в поле этого отмечено не было или проводилась экологическая дифференциация геоботанических описаний из архива, то при выборе ключей могут возникнуть трудности. В этих случаях полезен ориентировочный ключ для определения видов и разновидностей антропогенных модификаций.

КЛЮЧ-ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ВИДОВ И РАЗНОВИДНОСТЕЙ АНТРОПОГЕННЫХ МОДИФИКАЦИЙ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

1. Травостои (фитоценозы) с явным доминированием *Bromopsis inermis* . . . . 2.
— *Bromopsis inermis* отсутствует или встречается, но не доминирует . . . . . . 3.
2. В травостое с преобладанием *Bromopsis inermis* встречаются индикаторы

деятельной аллювиальности (*Petasites spurius*, *Cenolophium denudatum*, *Xanthium strumarium*, *X. albinum*, *Artemisia procera*, *Chaerophyllum prescottii*). — Природные аллювиафильные луга (типы 14—16).

— В травостое с преобладанием *Bromopsis inermis* индикаторы деятельной аллювиальности отсутствуют. — Сеяные кострецовые луга.

3(1). Луга с преобладанием злаков, используемых при залужении (*Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* L.), при малом обилии или низком видовом разнообразии прочих видов. — Сеяные луга . . . . 4.

— *Lolium perenne* отсутствует. *Phleum pratense*, *Festuca pratensis* и *Dactylis glomerata* явного преобладания не имеют . . . . 5.

4. Прочие виды (кроме сеяных) практически отсутствуют или представлены только такими эксплерентами, как *Lysimachia nummularia*, *Glechoma hederacea* и *Taraxacum officinale*. — Молодые посевы трав первых лет пользования. Точно определить экологический тип по описанию невозможно.

— Набор прочих видов более разнообразный и экологически более определенный. — Старосеяные луга.

5(3). Под разреженным пологом злаков, применяемых при залужении, нижний ярус состоит из видов ползучего разнотравья (*Lysimachia nummularia*, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus repens*). — «Неудачные» молодые посевы трав. Можно лишь ориентировочно определить экологический класс луга.

— Сочетание видов иное . . . . 6.

6. Характерны виды, исчезающие при выпасе (*Viola epipsila*, *Galium verum*, *G. rubioides*, *G. uliginosum*, *Fragaria viridis*, *Seseli libanotis*, *Heracleum sibiricum*, *Angelica archangelica* L.). Обильны виды, изреживающиеся уже при умеренном выпасе (*Phalaroides arundinacea*, *Galium palustre* L., *Bromopsis inermis*, *Petasites spurius*, *Thalictrum minus*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus auricomus*, *Filipendula vulgaris*, *F. ulmaria*, *Carex leporina*, *C. pallescens*, *Veronica cnamaedrys* L., *Geum rivale*). Виды, характерные для сбитых пастбищ (см. далее), отсутствуют. — Укосные или не используемые луга (ПД до 4.0).

— Виды, исчезающие при умеренном выпасе, отсутствуют или единичны. Виды, изреживающиеся при умеренном выпасе, единичны или малообильны . . . . 7.

7. Преобладают виды, разрастающиеся при умеренном выпасе (*Ranunculus repens*, *Beckmannia eruciformis*, *Carex nigra*, *Festuca valesiaca*, *F. rubra*, *Agrostis tenuis*, *Plantago media*, *Achillea millefolium*, *Medicago falcata*, *Inula britannica*, *Scirpus* sylvaticus). Виды, характерные для сбитых пастбищ (см. далее), единичны или малообильны. — Умеренно выпасаемые пастбища (ПД 4.1—5.0).

— Преобладают виды, характерные для сбитых пастбищ (*Potentilla anserina*, *Xanthium strumarium*, *X. albinum*, *Plantago major*, *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic., *Descurainia sophia*, *Poa annua* L., *Lepidium ruderale*, *Thlaspi arvense*, *Artemisia austriaca*, *Bidens tripartita*, *Polygonum aviculare*, *P. hydropiper*). Виды, выдерживающие лишь умеренный выпас, отсутствуют. — Сбитые пастбища (ПД более 6.0).

Определение эколого-генетических синтаксонов обследуемых лугов, по нашему замыслу, не является самоцелью. Оно открывает широкие возможности точных рекомендаций рациональных способов использования каждого из них, в частности их укосо- и пастбищепригодности.

КЛЮЧ-ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ УКОСОПРИГОДНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

1. Луга с явным преобладанием низкорослых малоурожайных (при укосном использовании) видов трав . . . . 2.

— Луга с преобладанием высокорослых и среднерослых видов трав . . . . 3.

2. Краткопоемные луга на легких почвах (песчаных и суглинисто-песчаных) с исходным преобладанием низкорослых видов трав (экологические типы 1—3, 7—10). — Абсолютно укосонепригодные.

— Пастбища на суглинистых почвах с преобладанием в травостоях низкорослых видов трав, разросшихся в ходе пастбищной дигрессии исходно укосопригодных лугов (пастбищные модификации экологических типов 11, 12, 14, 18—22). — Относительно укосонепригодные (потенциально укосопригодные после коренного улучшения).

3(1). Луга, на которых механизированное скашивание и уборка трав связаны с теми или иными трудностями. — Ограниченно укосопригодные . . . . 4.

— Луга, на которых возможны ежегодное механизированное скашивание и уборка скошенной массы без каких-либо ограничений. — Вполне укосопригодные (с относительно ровной поверхностью, незакустаренные, без кочек, незаболоченные или лишь слабо заболоченные) . . . . 5.

4. Крутосклонные гривисто-лощинные прирусловые луга, а также закустаренные или закочкаренные. — Малопригодные для механизированной уборки трав.

— Особо долгопоемные луга (экологические типы 23—25). — Доступные для механизированного скашивания трав только в маловодные засушливые годы.

5(3). Луга с преобладанием в травостоях крупных зонтичных и других видов сочного грубостебельного разнотравья (*Angelica archangelica*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Anthriscus sylvestris*, *Rumex confertus* Willd., *Cirsium arvense*). — «Силосокосы» (вполне пригодные для заготовки силоса, но мало пригодные для заготовки сена).

— Прочие луга с преобладанием либо злаков, либо осок, либо бобовых, но не грубостебельного разнотравья . . . . 6.

6. Долгопоемные луга с преобладанием крупных, рано грубеющих злаков и осок (*Phalaroides arundinacea*, *Phragmites australis*, *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. vulpina*), дающих сено низкого качества (типы 18, 21, 22). — «Сенажекосы» (пригодные для заготовки сенажа).

— Луга с преобладанием ценных в кормовом отношении трав, поддающихся сушке и позволяющих заготовить сено хорошего или среднего качества. — Сенокосы . . . . 7.

7. Сенокосы с преобладанием полуверховых злаков (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*), формирующих после первого укоса относительно низкорослую отаву, более пригодную для стравливания, а не для скашивания (типы 11, 12, 19, 20). — Одноукосные сенокосы комбинированного использования (первый укос на сено, отава — для стравливания).

— Сенокосы с преобладанием *Bromopsis inermis* (типы 14, 16), формирующие высокорослую отаву с преобладанием удлиненных вегетативных побегов, пригодную для уборки на сено. — Двуукосные сенокосы.

При построении ключа-определителя пастбищепригодности пойменных лугов необходимо учитывать не только пригодность лугов для выпаса в их современном состоянии, но и те последствия, к которым приведет выпас, если луга до этого использовались как укосные.

1. Высокотравные луга укосного типа с преобладанием верховых злаков (*Bromopsis inermis*, *Phalaroides arundinacea*, *Calamagrostis canescens*, *Glyceria maxima*), крупных осок (*Carex acuta*, *C. vesicaria*, *C. vulpina*), крупнотравья (*Filipendula ulmaria*, *Achillea cartilaginea* Ledeb., *Angelica archangelica*, *Heracleum sibiricum*, *Seseli libanotis*, *Antriscus sylvestris*, *Veronica longifolia* и др.) . . . . 2.
— Средне- и низкотравные луга с малым участием вышеперечисленных верховых злаков, крупных осок и крупного разнотравья . . . . 4.
2. Аллювиафильные луга с преобладанием длиннокорневищных верховых злаков *Bromopsis inermis* и *Phalaroides arundinacea* (типы 14—18). — Абсолютно пастбищенепригодные (в связи с быстрым изреживанием под воздействием выпаса доминирующих верховых злаков и разрастанием на их месте таких ядовитых для скота на пастбищах видов, как *Xanthium strumarium* и *Ranunculus repens*).
— Прочие типы лугов . . . . 3.
3. Болотные (особо долгопоемные) луга с преобладанием таких плохо поедаемых трав, как *Glyceria maxima*, *Phragmites australis* и крупных осок, а также с наличием сильно ядовитых трав, таких как *Oenanthe aquatica*, *Cicuta virosa*, *Alisma plantago-aquatica*, *Equisetum fluviatile* и *Rorippa amphibia* (типы 23—25). — Пастбищенепригодные (в связи с переувлажнением и наличием сильно ядовитых трав, опасных для скота).
— Особо краткопоемные луга с суглинистыми почвами и преобладанием таких плохо поедаемых в сене видов разнотравья, как *Bunias orientalis*, *Thalictrum minus*, *Geranium pratense*, не выдерживающих постоянного выпаса скота (тип 11). — Пригодные для формирования постоянных злаковых пастбищ при помощи выпаса.
4(1). Среднетравные луга с примерно равным участием полуверховых злаков (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis gigantea* Roth., *Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*) и низовых (или *Deschampsia cespitosa*), а также среднего и мелкого разнотравья . . . . 5.
— Низкотравные луга с преобладанием низовых злаков (*Poa angustifolia*, *P. pratensis*, *Festuca rubra*, *Agrostis tenuis*, *A. stolonifera*, *Anthoxanthum odoratum*) либо плотнокустовых (*Nardus stricta*, *Festuca valesiaca*), *Trifolium repens*, видов мелкого разнотравья . . . . 8.
5. Луга с обилием *Veratrum lobelianum* Bernh. — Пастбищепригодные после проведения мероприятий по борьбе с чемерицей.
— Луга без *Veratrum lobelianum* или с незначительным ее участием . . . . 6.
6. Умеренно краткопоемные и укороченно среднепоемные луга (типы 12 и 19) без *Deschampsia cespitosa* или с незначительным участием. — Луга универсального пользования: их можно использовать и как постоянные пастбища, и комбинированно (первый укос — на сено, отава — для стравливания), а в обильные осадками годы — как двуукосные сенокосы.
— Луга с обилием *Deschampsia cespitosa* . . . . 7.
7. Удлиненно среднепоемные луга (тип 20) с умеренным участием *Deschampsia cespitosa* и *Ranunculus repens* при обилии ценных кормовых злаков (*Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*, *Poa palustris*). — Пастбищенепригодные сенокосы (при выпасе интенсивно разрастаются *Deschampsia cespitosa* и *Ranunculus repens*).
— Злаково-щучковые и осоково-щучковые луга (типы 5 и 6) без *Ranunculus repens* или с незначительным его участием. — Пастбища среднего кормового достоинства.
8(4). Ползучеразнотравные пастбищные модификации сырых и болотистых лугов . . . . 9.

— Сухие краткопоемные мелкотравные луга . . . . 10.
9. Ползучелютиковые и гусинолапчатковые пастбищные модификации сырых и болотистых лугов.— Пастбищенепригодные (ввиду ядовитости преобладающих видов трав).
— Ползучеполевицевые модификации долгопоемных лугов. — Допустимо продолжение пастбищного использования.
10(8). Псаммофитно-пустошные луга . . . . 11.
— Остепненные луга . . . . 14.
11. Крайне разреженные травостои вершин песчаных останцов и бугров (тип. 1). — Абсолютно пастбищенепригодны (ввиду развития под воздействием выпаса ветровой эрозии песков и предельно низкой продуктивности травостоев).
— Более сомкнутые травостои. Угроза ветровой эрозии отсутствует . . . . . . 12.
12. Доминирует *Hieracium pilosella* (тип 2). — Пастбищенепригодны (ввиду непоедаемости и ядовитости доминирующего вида *Hieracium pilosella*).
— Доминируют злаки . . . . 13.
13. Доминируют *Nardus stricta* (тип 3). — Пастбище для овец, низкой кормовой ценности.
— Доминируют *Anthoxanthum odoratum* и *Agrostis tenuis* (тип 3а). — Пастбища невысоких кормовой ценности и продуктивности.
14(10). Луга с преобладанием *Potentilla argentea* и участием *Sedum acre* (типы 7 и 8). — При небольшом обилии *Sedum acre* — низкопродуктивные пастбища для овец; при его значительном обилии — пастбищенепригодные (ввиду ядовитости *Sedum acre*).
— Луга с преобладанием злаков . . . . 15.
15. Луга с двуслойными суглинисто-песчаными почвами и преобладанием *Festuca valesiaca* или *F. rubra* (типы 9 и 10). — Весенне-раннелетние пастбища высокой кормовой ценности (для овец).
— Узколистномятликовые и красноовсяницево-узколистномятликовые модификации лугов с суглинистыми почвами (типы 11 и 12). — Постоянные пастбища.

Разработан также комплексный ключ-определитель рациональных способов и приемов (технологий) улучшения и мелиорации пойменных лугов. В нем, однако, пришлось использовать не только синтаксоны эколого-генетической классификации, но и ландшафтные типы луговых массивов (урочищ) ранее разработанной ландшафтно-мелиоративной типизации (Куркин, 1965, 1972, 1973, 1977). Ввиду ограниченности объема статьи этот ключ-определитель не приведен.

Заключение

Вышеизложенное, на наш взгляд, свидетельствует о том, что И. В. Ларин был недалек от истины, когда утверждал, что метод ключей-определителей может иметь для геоботаников не меньшее значение, чем для систематиков растений. Конкретные ключи-определители, содержащиеся в настоящей статье, могут найти применение и при геоботаническом обследовании пойменных лугов, и при камеральной обработке, анализе и обобщении собранных материалов, и при использовании архивных материалов. При этом встает вопрос о географических границах применимости данных ключей-определителей. Ответ на этот вопрос имеет два различных аспекта — зональный и меридиональный (в направлении север—юг). Поскольку эколого-генетическая классификация пойменных лугов, на основе которой построены ключи-определители, охватывает все основное разнообразие экотопов речных пойм юга лесной и севера лесостепной зон, данные ключи-определители в принципе применимы для этой зональ-

ной полосы в пределах не только европейской части России, но и Западной Сибири.[4] Уточнения потребуются только при наборе видов-индикаторов. Ключи-определители укосо- и пастбищепригодности пойменных лугов практически могут быть прямо применены для всей этой зональной полосы, поскольку в этих ключах используются в основном не виды-индикаторы, а номера синтаксонов, набор которых един.

При переходе от лесостепной зоны к степной и далее к полупустынной зонам изменяются уже не только индикаторы и доминанты экологических типов, но частично и сами экологические типы. Кроме того, появляются такие новые экологические классы, как солонцовый и солончаковый (Куркин, 1992 и др.). Поэтому для пойменных лугов степной и полупустынной зон требуется разработка зональных экологических классификаций и на их основе — соответствующих ключей-определителей. Однако критерии укосо- и пастбищепригодности остаются по сути дела теми же, что и заложенные в ключи-определители данной статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. Н. К систематике спорышей средней полосы европейской части СССР // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1954. Вып. 18. С. 97—108.

Гоголева П. А., Кононов К. Е., Миркин Б. М. Определитель травяных растительных сообществ Центральной Якутии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89. Вып. 6. С. 51—62.

Классификация сенокосов и пастбищ по природным зонам СССР. М., 1976. 36 с.

Куркин К. А. Природные особенности пойменных земель // Опыт освоения пойменных земель. М., 1965. С. 3—21.

Куркин К. А. Мелиоративная типизация земель Приокской поймы, пути их первичного освоения и сельскохозяйственного использования // Осушение и освоение земель. М., 1972. С. 195—219.

Куркин К. А. Особенности пойменных земель // Пойменные луга СССР. М., 1973. С. 57—70.

Куркин К. А. Методы освоения и сельскохозяйственного использования мелиорируемых пойменных земель // Повышение продуктивности и улучшение использования мелиорируемых земель Московской области. М., 1977. С. 17—26.

Куркин К. А. Экологическая классификация пойменных лугов // Вестник с.-хоз. науки. 1988. № 8. С. 24—31.

Куркин К. А. Системный подход к классификации лугов (на примере лугов Окской поймы) // Проблемы интенсификации лугопастбищного хозяйства. (Матер. Всесоюз. научн. конф. 13—14 июня 1989 г.). М., 1989. С. 201—208.

Куркин К. А. Экологические факторы дифференциации луговой растительности // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 30—42.

Куркин К. А., Левицкая Г. Е. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Разработка единой экологической классификации на основе синтеза ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 373—387.

Куркин К. А., Ярошенко З. Ф. Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Эколого-генетическая классификация лугов Окской поймы // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 12—26.

Ларин И. В. Опыт определения по растительному покрову почв, материнских пород, рельефа сельскохозяйственных угодий и других элементов ландшафта средней части Уральской губернии. Кзыл-Орда, 1926. 44 с.

Ларин И. В. Определитель почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову в степи и полупустыне междуречья Волги и Урала. М., 1953. 152 с.

Определитель растений Мещеры. Ч. 1 / Под ред. В. Н. Тихомирова. М., 1986. 240 с.

[4] С учетом ускоренного оттаивания пойменных почв во время паводков, нивелирующего различия в глубине их промерзания (Куркин, 1972, 1973 и др.).

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Цвелев Н. Н. О видах секции *Polygonum* рода *Polygonum* L. в европейской части СССР // Нов. сист. высш. раст. 1979. Т. 15. С. 128—142.

Вединовская опытная станция
по пойменному луговодству
ВНИИ кормов им. В. Р. Вильямса
Московская обл.

Получено 27 IV 1994

SUMMARY

Keys for identification of ecological and genetic syntaxa in meadows of the Oka river floodplain and efficient ways to use them are reported.

The expedience of wide application of dichotomous keys for identification of ecological syntaxa of herbaceous vegetation was substantiated. Principles and methodical practices for these keys were grounded. A complex key for identification of ecological types of the Oka river floodplain meadows and their pasture modifications is presented. In addition ecological keys for identification of tramped pastures (including groups of types) and old-sown meadows are given. The specific key allows to determine the kind (category) of anthropogenic modification of meadows using geobotanical description. Basic factors that determine the fittnegy of meadows pasturing and haying are reported. The keys for their identification are given. In conclusion the geographical range of aplicability of the keys mentioned is substantiated.

УДК 581.524.3 : 582.623.2

А. М. Невидомов, Е. В. Невидомова-Малаха

ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ГРУППЫ ФОРМАЦИЙ SALICETA В ПОЙМАХ РЕК ЮГО-ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

A. M. NEVIDOMOV, E. V. NEVIDOMOVA-MALAKHA. ECOLOGO-PHYTOCOENOTICAL PATTERNS OF THE DISTRIBUTION OF SALICETA FORMATION GROUP IN THE SOUTH-EASTERN RIVER FLOODPLAIN OF THE EUROPEAN RUSSIA

Охарактеризованы ивовые ассоциации как начальные стадии природного эколого-генетического ряда развития лесной растительности пойм юго-востока Европейской России. Они представлены здесь четырьмя формациями — белотальники, чернотальники, краснотальники, ветляники. Указано на катастрофическое сокращение площадей тальниковых зарослей и на нарушение природного генезиса ветляников Нижневолжья. Сделан вывод о том, что в результате зарегулирования стока нарушен природный генетический ряд лесной растительности Волго-Ахтубы.

В предыдущих работах были охарактеризованы дубняки как субклимаксовая формация (Невидомов, 1993б; Невидомов, Логинова, 1993) и тополевники как средние звенья (Невидомов, 1994) природного эколого-генетического ряда развития лесной растительности пойм юго-востока Европейской России. Данная статья посвящена характеристике группы формаций Saliceta как начальных этапов этого ряда. Пионерные группировки кустарниковых видов ив (тальники) на молодом аллювии прирусловой поймы (отмелях, косах, осередках) всегда являли собой стадию рождения волжского леса. До зарегулирования стока Волги они занимали до 20 % всей территории Нижневолжской поймы (Фурсаев, Беляков, 1933), хотя видовой состав ивняков всегда был очень беден (Фурсаев, Беляков, 1933; Левицкий, 1965, и др.). Тальники представлены в основном тремя формациями: Triandro-Saliceta (заросли белотала *Salix triandra* L.), Viminalio-Saliceta (заросли чернотала *S. viminalis* L.) и Acutifolio-Saliceta (заросли краснотала, или красной шелюги *S. acutifolia* Willd.). Схема расселения ив такова (Фурсаев, Беляков, 1933; Левицкий, 1965): белотал → чернотал → краснотал. *S. triandra* селится в самых низких местах по берегам рек, затонов, озер и других водоемов естественной гидросети поймы на влажных хорошо дренированных иловато-песчаных отложениях с неглубоким (менее 1 м) уровнем залегания грунтовых вод. *S. viminalis* занимает более высокие местообитания (уровень грунтовых вод 1—2 м) на свежих рыхлых песчано-суглинистых и суглинисто-супесчаных отложениях. *S. acutifolia* развивается на песчаных высоких грядах прирусловья с более или менее глубоким уровнем залегания грунтовых вод (более 2 м).

Таким образом, естественный генезис формаций ивняков, как и всех лесных формаций поймы, сопряжен с ее геоморфогенезом. За счет аккумуляции аллювиально-поемных отложений происходит постепенное поднятие местообитаний над меженным уровнем реки, чему способствует закрепление грунтов (протопочвы) густой щеткой кустарниковых зарослей ив. С другой стороны, онтогенез этих кустарников как пионерных видов характеризуется прежде всего быстрым

прохождением всех стадий их развития. В результате заросли белотала начиная с 6—7-летнего возраста, чернотала с 7—8 лет, краснотала с 10 лет резко снижают темпы прироста по запасу. Продуктивность (производительность) их при этом резко падает, и затем они начинают разрушаться, уступая место последующим этапам эколого-генетического ряда развития древесно-кустарниковой растительности прирусловой поймы по схеме:



Так шла природная линия развития прируслового лесного комплекса поймы при естественном гидрологическом режиме реки.

Однако резкое изменение гидрологических условий в результате зарегулирования стока Волги на огромном протяжении ее бассейна коренным образом нарушило природный эколого-генетический ряд развития лесной растительности поймы. Зарегулирование паводкового стока низовий Волги привело, с одной стороны, к снижению вдвое интенсивности и продолжительности весенне-летних половодий, с другой — к увеличению вдвое зимнего расхода воды в Волге, вызывающему зимние затопления низкой поймы (Шульга и др., 1986). Зарегулирование стока Волги нарушило и сам природный генезис рельефа Нижневолжской долины, лежащий в основе гологенетической (геоморфогенной, аллювиальной) сукцессии (т. е. природного эколого-генетического ряда развития пойменного леса). Как указывает Ю. П. Самборский (1981 : 23—24), «изменения рельефа поймы в связи с зарегулированием стока протекают очень медленно, материала по этому вопросу накоплено недостаточно, поэтому сейчас говорить о конкретных фактах еще не представляется возможным. Для получения данных об изменении рельефа поймы в связи с зарегулированием стока Волги требуются специальные наблюдения». Но уже сейчас можно сказать, что зарегулирование стока ведет к затуханию аллювиально-поемного процесса (в результате задержки и отстоя вод плотинами ГЭС наблюдается меньшее содержание взвешенных частиц в воде, поэтому при спусках идут более очищенные, более светлые, отстоявшиеся воды). В итоге теперь уже просто невозможно гарантировать, что даже после поселения пионерных группировок кустарниковых ив на молодом аллювии смены лесной растительности будут протекать в той же последовательности и с такой же интенсивностью, как и раньше, т. е. до зарегулирования стока Волги.

Наши массовые лесотипологические и геоботанические исследования проводились на протяжении 1986—1993 гг. на территории Воронежской, Волгоградской и Астраханской областей по единым методикам, приведенным нами ранее (Невидомов, 1993б; Невидомов, Логинова, 1993). При этом для сравнительного эколого-географического анализа были выбраны два ключевых участка, ранее относимых к одному типу развития эколого-генетических (эколого-динамических) рядов субаридных и аридных пойм европейской части СССР, а именно: ивняки (*Salix triandra*, *S. viminalis*, *S. acutifolia*), ветловые (*S. alba*) леса → → осокоревые (*Populus nigra*) леса → белотополевые (*P. alba*) леса → вязовые (*Ulmus laevis*) леса → дубовые (*Quercus robur*) леса (Растительность..., 1980). Первый участок — северная часть Волго-Ахтубинской поймы (Астраханская обл., Черноярский мехлесхоз, Солодниковское лесничество; Волгоградская обл., Среднеахтубинский мехлесхоз, Среднеахтубинское лесничество, Светлоярский мехлесхоз, Светлоярское лесничество) с сильно измененным гидрологическим режимом в результате кумулирующего эффекта каскада водохранилищ на Волге и мелиорации на водосборной площади Волжского бассейна. Второй участок — среднее течение р. Дон с более или менее естественным гидрологическим режи-

мом (Воронежская обл., Острогожский мехлесхоз, Коротоякское лесничество). Явного зарегулирования стока плотинами ГЭС здесь нет, за исключением небольшого Воронежского моря на левом притоке Дона — р. Воронеж; имеет место некоторое скрытое зарегулирование за счет мелиорации на водосборной площади.[1]

В результате нами было выявлено, что если пойма Среднего Дона до сих пор сохраняет существенные черты природного эколого-генетического ряда развития пойменных лесов, ранее общие с поймой Нижней Волги (Растительность..., 1980), то в Волго-Ахтубинской пойме сейчас наблюдается этап формирования нового природно-территориального комплекса (ПТК) с участием лесной растительности. Причем происходящие при этом антропогенные изменения в Нижневолжской долине начинают приобретать угрожающий характер.

Нами уже отмечалось катастрофическое сокращение площади тальниковых зарослей поймы Нижней Волги (Невидомов, 1990). А ведь они являются исходной точкой естественного непрерывного генезиса пойменного леса,[2] и до зарегулирования стока кустарниковые ивняки (белотальники, чернотальники, краснотальники) занимали до 1/5 территории Нижневолжской поймы (Фурсаев, Беляков, 1933). После постройки Волжской ГЭС в 1960 г. значительная часть ивняков (как и прочих лесных формаций) оказалась затопленной Волгоградским водохранилищем, а ниже плотины ГЭС, в Волго-Ахтубинской пойме, начались интенсивные процессы ксерофитизации растительного покрова (Невидомов, Логинова, 1993) из-за обозначившегося перехода лесорастительных (экологических) условий от азональных пойменных к аридным зональным. Массовое усыхание ивняков после ввода в эксплуатацию Волжской ГЭС отмечалось И. И. Левицким (1965) в работе, специально посвященной ивам Нижней Волги. Еще одной причиной этого негативного процесса Левицкий считал увеличение возраста тальников, поскольку они размещались в запретной полосе Волги, где режим лесопользования исключал главные рубки, что и привело к накоплению запасов перестойных усыхающих ивняков. Однако вряд ли эту причину можно считать главной в сокращении площади тальников Волго-Ахтубы, потому что ивняки всегда и в доагрикультурный период играли важную роль основных пионеров пойменной древесно-кустарниковой растительности в естественном лесообразовательном процессе. А сейчас по всей северной части Волго-Ахтубинской поймы нам вообще не удалось найти хоть сколь-нибудь значительный участок белоталовых и черноталовых зарослей, в котором можно было бы заложить хотя бы одну пробную площадь согласно правилам лесной таксации (Лесотаксационный справочник, 1980). Изредка встречались единичные кусты этих ив, располагающиеся отдельно или небольшими куртинами в виде узких прерывистых лент по берегам естественной гидрографической сети поймы. По всей видимости, ксерофитизация растительного покрова поймы после зарегулирования стока (Невидомов, Логинова, 1993) в значительной мере отразилась и на ивах, особенно на белотале и чернотале, которые, будучи гигрофитами, занимали местоположения наиболее низкого уровня, освобождающиеся после пол-

---

[1] Понятие явного и скрытого регулирования гидрологического режима рек взято нами из работы В. Д. Шульги, С. И. Кулешова (1983).

[2] В одном месте река при интенсивной эрозии вогнутых берегов естественно разрушает часть серийных и субклимаксовых фитоценозов, зачастую нарушая тем самым общую тенденцию генетической линии развития пойменной растительности, а в другом месте отлагает этот аллювиальный материал на выпуклых берегах с образованием отмелей и пляжей и на перекатах с образованием осередков, создавая условия для поселения пионерных группировок кустарниковых ив и, таким образом, для нового рождения волжского леса с его последующим развитием по линии природного генезиса. Так осуществляется непрерывный процесс естественной динамики и развития пойменного леса, в конечном итоге приводящий, несмотря на ряд уклоняющихся воздействий речного русла, к формированию климаксовой (зональной) растительности. На эти явления исключительно высокой динамичности и лабильности лесообразовательного процесса в поймах обращалось внимание и в классической работе Б. П. Колесникова (1937).

ного спада вешних вод (до зарегулирования стока — лишь в июле). Сейчас в результате регулирующей роли каскада водохранилищ весенне-летние паводки на Волге сократились вдвое по интенсивности и продолжительности (Шульга и др., 1986). В итоге понизились уровни грунтовых вод. Отсюда и интенсивные процессы ксерофитизации, которых не выдерживают в первую очередь растения-гигрофиты и мезогигрофиты. С другой стороны, вдвое возрос зимний расход воды в Волге (Шульга и др., 1986). Зимой характерны пиковые сбросы воды плотинами ГЭС в связи с возрастанием энергопотребления в энергетическом кольце. В результате — зимние ледоходы, повреждающие и уничтожающие древесно-кустарниковую растительность в низкой пойме до высоты 4—5 м (Брылев, 1976). К тому же зимние паводки, зачастую переходящие в весенние, создают анаэробные условия в пойме низкого уровня, приводящие к интенсивным глееобразовательным процессам в почве (Шульга и др., 1987; Шульга, Максимов, 1988), также губительным для древесно-кустарниковой растительности. Общий итог всего этого — практически полное исчезновение исходного, начального звена естественного лесообразовательного процесса в Нижневолжской пойме — белоталовых и черноталовых зарослей, что чревато самыми серьезными экологическими последствиями уже в ближайшем будущем. Странно, что до сих пор никто, кроме нас (Невидомов, 1990), не обратил на это должного внимания. Выдвигавшийся в монографии Левицкого (1965) вопрос о тальниковом хозяйстве, обслуживающем нужды местной промышленности и сельского хозяйства, в настоящее время оказался абсолютно неактуальным в Нижневолжской долине (Невидомов, 1990).

В условиях зарегулированного стока более или менее сохранились только заросли *S. acutifolia*, так как этот ксерофильный и псаммофильный вид никогда не выдерживал длительного затопления полыми водами и в силу своей экологии был приурочен к прирусловым песчаным высоким грядам с непременным наличием супесчаных и илистых прослоек в почвогрунте. Он растет на открытых незадерненных приречных песках благодаря своей высокой засухоустойчивости, которая достигается за счет развития глубокой и мощной разветвленной корневой системы (Булыгин, 1985). В Лесотаксационном справочнике (1980) отсутствуют специальные таблицы для тальников. Они имеются только в лесоводственно-таксационной монографии Левицкого (1965), в которой, однако, по замечанию Б. П. Колесникова (1967), слабо представлена биология ив, а описание типов ивняков носит формальный характер. В связи с этим мы более подробно приводим материалы таксационной характеристики зарослей краснотала, полученные нами на пробной площади (ПП) № 40, заложенной в квартале 5 Среднеахтубинского лесничества Среднеахтубинского мехлесхоза Волгоградской обл. на прирусловой песчаной гриве правого берега р. Ахтубы (табл. 1). Состав древостоя — 10 Иво (Иво — ива остролистная, *Salix acutifolia*). Средний возраст — 10 лет, средняя высота — 4.1 м; средний диаметр — 3.3 см; полнота — 0.2; бонитет — II. Наблюдается некоторое снижение класса бонитета краснотальников по сравнению с таковым, отмеченным до зарегулирования стока: для *S. acutifolia* Левицкий (1965) установил лишь один класс бонитета — I; согласно его таблице, в возрасте 10 лет кустарники должны иметь среднюю высоту 5.5 м. Отсюда вывод, что интенсивные процессы ксерофитизации в результате зарегулирования стока коснулись даже таких стойких ксерофитов, как *S. acutifolia*.

Возобновление древостоя: 25 шт. подроста осокоря (*Populus nigra* L.) 1—1.5 м выс. (далеко не высокой степени благонадежности) на всей пробной площади. В травяном покрове получили развитие такие псаммофиты, как *Polygonum arenarium* Waldst. et Kit. (cop_3, h = 40 см), *Secale sylvestre* Host (cop_1, h = 47 см), *Xanthium strumarium* L. (cop_1, h = 20 см).

Четвертой формацией является Albo-Saliceta — древесная формация, образованная ивой белой *Salix alba* L.

Ветляники, так же как и тополевники, развиваются только в прирусловой

ТАБЛИЦА 1

Таксационная характеристика зарослей *Salix acutifolia* (размер ПП 0.9 га)

Ступени толщины	Число стволиков		Высота, м	Площадь сечения, м^2		Объем модели, м^3	Запас, м^3	
	растущих	сухостойных		среднего стволика	заросли		растущих	сухостойных
1.0	353	—	2.2	0.00008	0.0282	0.0001	0.035	—
2.0	537	10	2.8	0.00031	0.1696	0.0005	0.247	0.005
3.0	750	—	3.9	0.00071	0.5325	0.0013	0.975	—
4.0	360	—	4.7	0.00126	0.4536	0.0024	0.864	—
5.0	695	175	5.8	0.00196	1.7052	0.0036	2.528	0.630
6.0	—	50	6.0	0.00283	0.1415	0.0050	—	0.2547
Итого:								
на ПП	2745	235	—	—	3.0306	—	4.649	0.8897
на 1 га	3050	261	—	—	3.3673	—	5.166	0.9886

зоне поймы, образуя вместе с ними леса прируслового комплекса. Так же как и тополевники (Невидомов, 1994), они представлены двумя группами типов леса: 1) ветляники низкого уровня поймы (Albo-Saliceta multi-inundata), основной тип леса — ветляник низинный (Albo-Salicetum multi-inundatum); 2) ветляники среднего и высокого уровней поймы (Albo-Saliceta pauci-inundata), основной тип леса — ветляник повышенных местоположений (Albo-Salicetum pauci-inundatum).

Как указывает Н. С. Шингарева-Попова (1935), ветляник низинный соответствует распространению «ветлы моховичной», именуемой так в народе за то, что часто во время весеннего половодья деревья развивают придаточные корни по всему стволу почти до самой кроны. Шингарева-Попова изучила естественное развитие ветловых древостоев; она указывает, что ветляники низкого уровня хорошо развиваются до 25 лет, затем начинают сильно суховершинить. Период их развития после 25-летнего возраста связан с чрезвычайно сильным изреживанием древостоев, прекращением прироста в высоту и разрастанием стволов в сучья. В итоге стройные молодые ветлы превращаются в коряжистые стволы, совершенно не похожие на молодняки «моховичной» ветлы.

Внутри типа леса ветляник низинный, второго после тальников этапа естественного лесообразовательного процесса в поймах юго-востока Европейской России, нами в соответствии с принципами генетической классификации типов леса Колесникова (1956) выделены следующие типы древостоев (ассоциации) как возрастные стадии его развития: 1) ветляник гигрофильно-разнотравно-крупноосоковый (прогрессивное развитие до 25—30 лет); 2) ветляник гигрофильно-крупноразнотравно-осотовый (25—40 лет и начало интенсивного естественного изреживания); 3) ветляник костровый (после 40 лет, разреженные группы коряжистых стволов, за что ветла и получила свое название).

Образование группы типов леса (в понимании Колесникова, 1956) ветляники среднего и высокого уровней теснейшим образом связано с процессом аккумуляции аллювия ветляниками низкого уровня. В итоге этого процесса последний фитоценоз постепенно повышается над меженным уровнем реки до тех пор, пока не выйдет из зоны постоянного затопления во время половодий. В результате образуется ветляник повышенных местоположений (Шингарева-Попова, 1935), который, таким образом, является третьим этапом естественного лесообразовательного процесса в поймах юго-востока Европейской России. После выхода ветляников из зоны продолжительного паводкового затопления резко меняются условия их произрастания. На повышенных местоположениях новое семенное поколение ветлы уже не может возникнуть (Шингарева-Попова, 1935;

ТАБЛИЦА 2

Характеристика травяно-кустарничкового яруса в ассоциациях ветляников

Виды растений	Ветляник низинный				Ветляник повышенных местоположений			
	ПП 42	ПП 83	ПП 78	ПП 71	ПП 37	ПП 77	ПП 81	ПП 40
Agrostis gigantea Roth	sp	—	—	—	—	—	—	—
A. tenuis Sibth.	cop_1	—	—	—	—	—	—	—
Alisma plantago-aquatica L.	sol	—	—	—	—	—	—	—
Althaea officinalis L.	—	—	sp	—	—	—	—	—
Angelica sylvestris L.	—	sp—cop_1	—	—	—	—	cop_1	—
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	—	—	—	—	—	—	sol	—
Arctium lappa L.	—	sp—cop_1	—	—	sol	—	cop_1	—
Aristolochia clematitis L.	sol	—	—	—	sol	—	—	—
Asparagus officinalis L.	—	—	—	—	—	sol	—	—
Bidens tripartita L.	sol	—	sp	—	—	sp	—	—
Bromopsis inermis (Leys.) Holub	sp	—	sp	cop_1	—	sp	—	cop_3
Calamagrostis epigeios (L.) Roth.	—	—	—	—	—	—	—	sp—cop_1
Carex acuta L.	sp	—	sp	—	—	—	—	—
C. melanostachya Bieb. ex Willd.	sp	—	—	cop_3	—	sp	—	—
C. riparia Curt	sp	—	—	—	—	—	—	—
Cichorium inthybus L.	un	—	—	—	—	—	—	—
Cirsium arvense (L.) Scop	sol	—	sp	—	—	sp	sol	—
Clematis recta L.	—	sp	—	—	—	—	sol	—
Crepis tectorum L.	—	sol	—	—	—	—	—	—
Digitaria ischaemum Schreb. (Muehl)	sol	—	—	—	—	—	—	—
Echinochloa crus-galli (L.) Beauv.	sol	—	—	—	—	—	—	—
Elytrigia repens (L.) Nevski	sol	—	—	—	—	—	—	cop_1
Equisetum arvense L.	—	sol	—	—	—	—	—	—
Euphorbia waldsteinii (Sojak) Czer.	—	—	sol	—	—	—	—	—
Galium aparine L.	sp	—	—	sp	—	—	—	—
G. boreale L.	cop_1	—	sol	sp	—	sol	—	—
Geum urbanum L.	—	—	—	sp	—	—	—	—
Glechoma hederacea L.	sol	—	—	—	sp	sol	sp	sp
Gratiola officinalis L.	cop_1	—	—	—	—	—	—	—
Heracleum sibiricum L.	—	—	—	—	—	—	sp	—
Hierochloe odorata (L.) Beauv.	—	—	sol	—	—	—	—	—
Inula britannica L.	sp	—	—	—	—	—	sol	—
Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey.	—	—	—	—	sol	—	—	sol
Lysimachia nummularia L.	sol	sol	—	—	sp	sol	sol	—
Lythrum virgatum L.	sol	—	sol	—	—	—	—	—
Petasites spurius (Retz.) Reichenb.	—	sol	—	—	—	—	—	—
Phragmites australis (Cav.) Trin.	—	—	sol	—	—	—	—	—
Plantago major L.	sol	—	—	—	—	—	—	—
Poa pratensis L.	—	sp—cop_1	—	—	—	—	sp	—
Ranunculus repens L.	—	sp	—	—	—	—	—	—
Rubus caesius L.	sol	sp—cop_1	—	—	cop_3	cop_3	cop_1	sol
Rumex confertus Willd.	sol	—	—	—	—	—	—	—
Scirpus lacustris L.	sol	—	—	—	—	—	—	—
Setaria glauca (L.) Beauv.	cop_2	—	—	—	—	—	—	—
Solanum dulcamara L.	—	—	—	—	—	sol	—	—

Виды растений	Ветляник низинный				Ветляник повышенных местоположений			
	ПП 42	ПП 83	ПП 78	ПП 71	ПП 37	ПП 77	ПП 81	ПП 40
Sonchus arvensis L.	—	—	cop_3	—	—	sp	—	—
Stachys palustris L.	—	—	—	—	—	sol	—	—
Taraxacum officinale Wigg.	—	sol	—	—	—	—	sol	—
Thalictrum flavum L.	sol	—	sp	—	—	sp	—	—
Urtica dioica L.	—	sp—cop_1	—	—	—	—	cop_1	—
Veronica longifolia L.	cop_1	sol	sol	sp	sol	sp	—	—
Xanthium strumarium L.	cop_2	—	—	sp	—	—	—	—

Погребняк, 1955). Естественная длительность существования ветляников высокого уровня ограничивается длительностью жизни особей образующей его древесной породы — ветлы (Погребняк, 1955). Травяно-кустарничковый ярус в ветляниках повышенных местоположений значительно беднее, чем в низинных ветляниках (табл. 2).

По нашим данным, имеют место два основных типа древостоев ветляника повышенных местоположений: ежевичный как стадия прогрессивной эволюции данного типа леса и злаковый как стадия его инволюции (Невидомов, 1993а).

Для полной эколого-фитоценотической характеристики ветляников пойм юго-востока Европейской России необходимо провести их сравнительный анализ в двух аспектах: естественно-историческом и географическом. До зарегулирования стока при естественном гидрологическом режиме рек ветляники развивались в обоих этих аспектах примерно одинаково по всему указанному региону (Растительность..., 1980). Теперь же их развитие неодинаково в связи с различной степенью антропогенных нарушений в исследованном районе. На Дону выше Цимлянского водохранилища в связи с меньшей степенью изменений природного гидрологического режима состояние ветляников соответствует естественно-генетическому ряду их развития. На Нижнем Дону и в Волго-Ахтубинской пойме из-за резкого изменения гидрологических условий природный эколого-генетический ряд развития лесной растительности в целом, и в частности ветляников как его второго и третьего звеньев, нарушен.

Лучшие участки семенных ветляников на Среднем Дону в Воронежской обл. имеют запас стволовой древесины до 400 м^3/га (средний запас 300—350, по данным лесоустройства 200—280 м^3/га). Это участки ветляников низинных при более или менее естественном гидрологическом режиме, согласно вышеизложенной схеме их природного развития, что подтверждается также нашими конкретными данными из табл. 2. На Нижнем Дону и в Волго-Ахтубинской пойме продуктивность и состояние ветляников ухудшаются: средний запас спелых древостоев ветлы в Ростовской обл. — 200 м^3/га, в Волгоградской — 133 и Астраханской — 87 м^3/га (Шаталов и др., 1984). Примерно в момент ввода в эксплуатацию Волжской ГЭС, по данным учета на 1 января 1961 г., средний запас ветляников в Волго-Ахтубе в пределах Волгоградской обл. составлял 136 м^3/га. Правда, здесь уже тогда преобладали спелые и перестойные древостои, занимавшие 70.2 % общей площади ветловых лесов (Ширин, 1963).

В результате зарегулирования стока за время, прошедшее с 1961 г., погибло около 40 % лесных массивов Волго-Ахтубинской поймы (Брылев, 1976). Из-за массового усыхания деревьев значительно сократилась средняя полнота оставшихся древостоев. Так, если на 1 января 1961 г. в Волго-Ахтубе в пределах Волгоградской обл. площади низкополнотных ветляников (с полнотой 0.3—0.5) составляли 37.1 % (Ширин, 1963), то к началу 80-х годов — уже 43 % (Шаталов и др., 1984). В первую очередь произошли массовая деградация и гибель

ветловых древостоев в ветляниках низких уровней. Это объясняется угнетающим воздействием зимних паводков, вызывающих наряду со значительным повреждением деревьев и кустарников льдом интенсивные глееобразовательные процессы в почвах (Шульга и др., 1987; Шульга, Максимов, 1988).

Массовое усыхание древостоев произошло и в ветляниках среднего и высокого уровней поймы на маломощных (мелких) дерново-луговых почвах с недостаточной влагоемкостью (преимущественно в ассоциации ветляник злаковый).

Только в ассоциации ветляник ежевичный, относящейся к ветляникам повышенных местоположений, древостои сохранили достаточную устойчивость и при новом гидрологическом режиме, так как локализованы они здесь на хорошо дренированных мощных (глубоких) аллювиальных луговых почвах с достаточной водоудерживающей способностью.

Анализируя табл. 3, мы видим нарушение схемы естественного генезиса ветляников в Волго-Ахтубе и сохранение их качества в Воронежской обл. на Среднем Дону. Согласно схеме природной динамики ветляников Шингаревой-Поповой (1935), наибольшая их продуктивность наблюдается в ветлянике низинном; им свойствен максимальный запас и высший класс бонитета — I и даже Ia. На Среднем Дону действительно мы констатировали наибольший запас древесины в данном типе леса (ПП 83), хотя и здесь в настоящее время в силу скрытого зарегулирования стока класс бонитета снижен до III. А на Нижней Волге, по нашим данным, ветляники низких уровней поймы в силу названных причин теперь уже характеризуются наименьшей продуктивностью; им свойственны минимальный запас и низкий класс бонитета — IV. Таким образом, последовательность развития ветляников изменилась на противоположную, потому что максимальным запасом и средним классом бонитета (III) теперь характеризуется ветляник повышенных местоположений (преимущественно ежевичная ассоциация). Анализируя возобновление древесных пород на наших пробных площадях (табл. 4), мы видим, что семенное возобновление ветлы может происходить только в ветлянике низинном при более или менее естественном гидрологическом режиме. В других типах (в низинных ветляниках при резком нарушении природных гидрологических условий, в ветляниках среднего и высокого уровней поймы) семенное возобновление ветлы исключается. По логике естественного развития ветляник повышенных местоположений должен в конечном итоге в процессе гологенетической сукцессии смениться вязовником как переходным звеном к субклимаксовой формации пойменных дубрав. Поэтому семенное возобновление вяза *Ulmus laevis* здесь вполне естественно. Но суть нынешней экологической ситуации заключается в том, что вязовники в поймах юго-востока Европейской России сейчас стали исключительной редкостью, а подрост вяза почти повсеместно неблагонадежен. Причина — массовые вспышки голландской болезни ильмовых, которые уничтожили изрядно ослабленные в результате ксерофитизации (Невидомов, Логинова, 1993) вязовые леса Волго-Ахтубы. Таким образом, практически деградировало еще одно важнейшее связующее звено природного эколого-генетического ряда развития пойменной лесной растительности.

На смену аборигенным видам приходят виды-интродуценты из Северной Америки. Они довольно неприхотливы, интенсивно размножаются, но имеют далеко не лучшие лесоводственно-экологические и хозяйственные свойства. В типе леса ветляник низинный более или менее благонадежен подрост ясеня ланцетного (*Fraxinus lanceolata* Borkh.), по всей видимости, как более поймостойкой породы, устойчивой к возникающей теперь физиологической сухости в данном типе условий местопроизрастания. А в ветляниках повышенных местоположений большее развитие получает клен американский *Acer negundo* L., так как он характеризуется широкой экологической амплитудой, растет быстро, возобновляется порослью от пня и образует обильные корневые отпрыски (Булыгин, 1985). В ветляниках низинных, как правило, отсутствует подлесок, так

ТАБЛИЦА 3

Таксационные характеристики типов ветловых древостоев

Тип древостоя, ассоциация, ПП	Состав	Возраст, лет	Средние высота, м	Средние диаметр, см	Бонитет	Полнота	Запас, м³/га
Тип леса							
Ветляник низинный							
Тип древостоя							
Ветляник гигрофильно-разнотравно-крупноосоковый							
ПП 42	10 Ивд ед. Тч	30	23	24	III	0.6	120
ПП 83	10 Ивд ед. Кла ед. В ед. Тч ед. Чм	25	17	21	III	0.9—1.0	410
Ветляник гигрофильно-крупноразнотравно-осотовый							
ПП 78	9 Ивд 1 Тч	45	21	28	IV	0.6	170
Ветляник костровый							
ПП 71	10 Ивд + Тч	40	18	20	IV	0.6	140
Тип леса							
Ветляник повышенных местоположений							
Тип древостоя							
Ветляник ежевичный							
ПП 77	10 Ивд + Тч	40	24	24	III	0.7	200
ПП 37	10 Ивд + Тч	30	24	24	II	0.8	210
ПП 81	10 Ивд ед. Кла ед. Чм ед. Яз	30	16.5	26	IV	0.8—0.9	211
Ветляник злаковый							
ПП 40	9 Ивд 1 Тч	30	15	18	IV	0.6	120

Примечание. Ключевые объекты — в *Астраханской обл.*: Черноярский мехлесхоз, Солодниковское лесничество (ПП 71 — кв. 75, в. 10); в *Волгоградской обл.*: Среднеахтубинский мехлесхоз, Среднеахтубинское лесничество (ПП 37 — кв. 13, в. 32; ПП 40 — кв. 13, в. 33; ПП 42 — кв. 6, в. 12); Светлоярский мехлесхоз, Светлоярское лесничество (ПП 77 — кв. 34, в. 9; ПП 78 — кв. 34, в. 1); в *Воронежской обл.*: Острогожский мехлесхоз, Коротоякское лесничество (ПП 81 — кв. 53, в. 10; ПП 83 — кв. 53, в. 11). Принятые сокращенные наименования древесных пород: В — вяз гладкий, или обыкновенный; Ивд — ива древовидная, ива белая или ветла; Кла — клен американский, или ясенелистный; Тч — тополь черный, или осокорь; Чм — черемуха обыкновенная; Яз — ясень зеленый, или ланцетный; кв. — квартал, в. — выдел. ПП — пробная площадь.

ТАБЛИЦА 4

Характеристика подроста в ветляниках

ПП	Порода	Коэффициент состава	Высота, м	Количество, тыс. шт. на 1 га	Качество	Возобновление (по шкале М. Е. Ткаченко, 1939)
42	Яз	—	1.0	Единично	Благонадежный	Плохое
	Кла	—	1.0		»	
	В	—	0.5		Неблагонадежный	
83	Кла	9	0.5—3.5	1.0	Благонадежный	»
	Ивд	1	0.6		»	
78	Яз	10	1.7	2.0	»	Слабое
71	Яз	10	2.0	6.0	»	Удовлетворительное
37	Кла	10	1.0—5.0	5.0	»	»
	В	ед.	6.0		Неблагонадежный	
81	Кла	10	1.0—5.0	7.5	Благонадежный	»
40	Кла	—	5.0	Единично	»	Плохое
	В	—			Неблагонадежный	

Примечание. Сокращения см. в табл. 3.

ТАБЛИЦА 5

Характеристика подлеска в ассоциациях типа леса ветляник повышенных местоположений

Виды	ПП 37		ПП 77		ПП 81		ПП 40	
	а	б	а	б	а	б	а	б
Crataegus ambigua C. A. Mey. ex A. Beck	—	—	sol	2.0	—	—	—	—
Humulus lupulus L.	—	—	—	—	sp	1—5	—	—
Morus alba L.	sol	5.0	—	—	—	—	sol	4.0
Padus avium Mill.	—	—	—	—	sp	5—9	—	—
Rhamnus cathartica L.	cop_1	1.5—3	sp	2.0	—	—	—	—

Примечание. а — обилие по Друде, б — высота растения, м.

как кустарниковые ивы из него уже ушли, а соответствующий набор поймостойких аборигенных или интродуцированных кустарников еще не сформирован. В ветляниках повышенных местоположений подлесок имеется (табл. 5).

Главный вывод из серии наших публикаций состоит прежде всего в том, что природный эколого-генетический ряд развития лесной растительности поймы Нижней Волги практически полностью нарушен, а взамен мы имеем преимущественно производные дигрессивные ряды. Поэтому крайне неотложным мероприятием является интенсивное восстановление защитных экологических позиций леса в Нижневолжской долине на зонально-типологической основе, для чего, бесспорно, необходимо участие ботаников и лесоводов в программе «Возрождение Волги».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Брылев В. А. Опыт классификации антропогенных изменений природных условий некоторых районов Волго-Ахтубинской поймы // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 3—7.

Булыгин Н. Е. Дендрология. М., 1985. 280 с.

Воробьев Д. В. Типы лесов европейской части СССР. Киев, 1953. 449 с.
Колесников Б. П. Чозения (*Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom.) и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. ДВФ АН СССР. Сер. бот. 1937. Т. 2. С. 703—800.
Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока // Тр. ДВФ им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. бот. Т. II (IV). М.—Л., 1956. 261 с.
Колесников Б. П. (рец.). Нужная и своевременная книга. Левицкий И. И. Ива и ее использование (по материалам лесоустройства ивняков Нижней Волги). М., 1965 // Лесной журн. 1967. № 4. С. 171.
Колесников Б. П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение. 1974. № 2. С. 3—20.
Левицкий И. И. Ива и ее использование (по материалам лесоустройства ивняков Нижней Волги). М., 1965. 98 с.
Лесотаксационный справочник. 2-е изд. М., 1980. 288 с.
Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. Л., 1939. 746 с.
Невидомов А. М. Современное состояние тальниковых зарослей поймы Нижней Волги // Степные просторы. 1990. № 2. С. 19—20.
Невидомов А. М. Генетическая классификация тополевых и ветловых лесов Волго-Ахтубинской поймы // Лесоведение. 1993а. № 5. С. 40—47.
Невидомов А. М. Состояние лесных фитоценозов Волго-Ахтубинской поймы в связи с интенсивными процессами засоления почв // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 12. С. 99—110.
Невидомов А. М. Эколого-фитоценотические закономерности распределения ассоциаций тополевых лесов пойм юго-востока Европейской России // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 47—57.
Невидомов А. М., Логинова Т. Д. Ксерофитизация растительного покрова северной части Волго-Ахтубинской поймы в связи с зарегулированием речного стока // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 57—66.
Погребняк П. С. Основы лесной типологии. 2-е изд. Киев, 1955. 456 с.
Растительность европейской части СССР. Л., 1980. 429 с.
Самборский Ю. П. К вопросу о генезисе рельефа Волго-Ахтубинской долины и его изменение под воздействием антропогенного фактора // Природные условия и ресурсы Нижнего Поволжья. Волгоград, 1981. С. 15—25.
Фурсаев А. Д., Беляков Е. В. Ивы поймы р. Волги в пределах Нижневолжского края и их значение как дубителей // Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. 1933. Т. 10. № 1. С. 27—45.
Шаталов В. Г., Трещевский И. В., Якимов И. В. Пойменные леса. 2-е изд. М., 1984. 160 с.
Шингарева-Попова Н. С. Пойменные осокоревые и ветловые леса. Л., 1935. 72 с.
Ширин В. А. Состояние осокоревых и ветловых насаждений в Волго-Ахтубинской пойме // Новости агролесомелиорации. Волгоград, 1963. Вып. 45. С. 139—141.
Шульга В. Д., Азовцев В. В., Максимов А. Н. Засоление почв и состояние лесов в зарегулированных поймах юго-востока ЕТС // Бюл. ВНИАЛМИ. 1986. Вып. 1(47). С. 26—33.
Шульга В. Д., Азовцев В. В., Максимов А. Н. Лесорастительные условия пойм юго-востока ЕТС // Лесное хозяйство. 1987. № 4. С. 23—25.
Шульга В. Д., Кулешов С. И. Причины усыхания пойменных лесов юго-востока ЕТС // Бюл. ВНИАЛМИ. 1983. Вып. 1(40). С. 4—8.
Шульга В. Д., Максимов А. Н. О неэффективности традиционных лесовосстановительных мер в поймах юго-востока ЕТС // Бюл. ВНИАЛМИ. 1988. Вып. 1(53). С. 59—62.

Нижегородская государственная
сельскохозяйственная академия
Нижегородский государственный
педагогический университет

Получено 2 III 1995

SUMMARY

In some previous papers the oak-forests were characterized as a subclimatic (final) stage (Невидомов, 1993б; Невидомов, Логинова, 1993) and the poplar-forests as

intermediate links (Невидомов, 1994) of the natural ecologo-genetical series in development of a forest vegetation in the south-eastern floodplains of the European Russia. The present article deals with the characterization of Saliceta associations which are the first (initial) stages of this series. Saliceta are represented there as four formations, namely, Triandro-Saliceta, Viminalio-Saliceta, Acutifolio-Saliceta, Albo-Saliceta. For the first time attention is paid to the disastrous reduction of the Fructicosa-Saliceta areas and of Albo-Saliceta natural genesis disturbances in the Lower Volga basin. So, one can draw only one conclusion: as a result of Volga run-off regulation, the natural genetical series of a forest vegetation in the Volga-Akhtuba floodplain has been disturbed.

УДК 581.9(22) (265.53)

О. А. Мочалова, А. Н. Беркутенко, М. Г. Кузнецова

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ ПОЛУОСТРОВА КОНИ (СЕВЕРНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ ОХОТСКОГО МОРЯ)

O. A. MOCHALOVA, A. N. BERKUTENKO, M. G. KUZNETSOVA. VASCULAR PLANTS OF KONI PENINSULA (NORTHERN COAST OF THE OKHOTSK SEA)

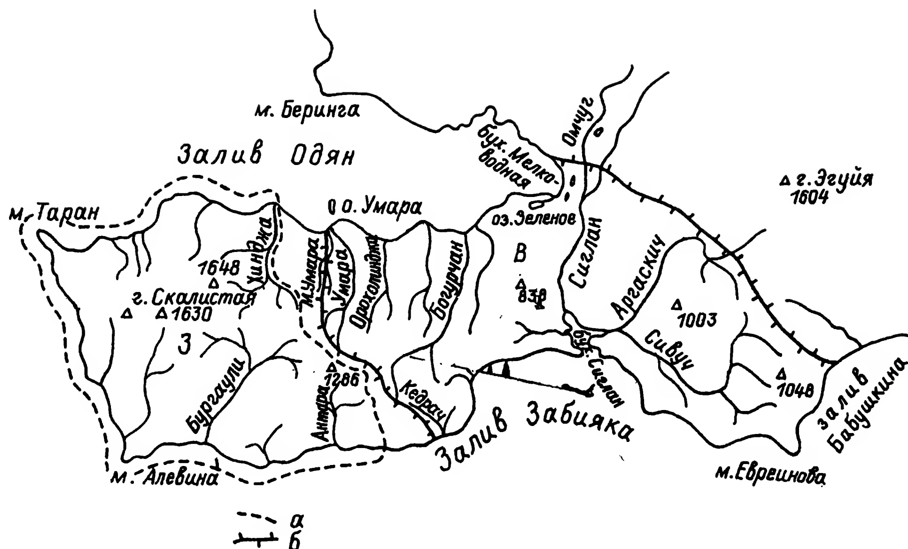
Приведен список сосудистых растений для всей территории п-ова Кони (северное побережье Охотского моря), включающий в себя 525 видов, из них 16 — заносные. 92 вида указаны впервые для полуострова и 3 вида — для Охотии. Кратко охарактеризованы физико-географические условия исследуемой территории, для редких видов дан комментарий по распространению и экологии.

Для одного из крупнейших полуостровов на северном побережье Охотского моря — п-ова Кони — до сих пор не опубликован полный список сосудистых растений. Практически все ранее проведенные флористические исследования охватывали незначительные по площади участки в западной части полуострова, которая в 1982 г. вошла в состав заповедника «Магаданский» (см. рисунок).

Ю. П. Кожевников и А. П. Хохряков (1976) по результатам работы в сентябре 1971 г. на р. Антаре опубликовали список, состоящий из 233 видов. С середины июля до середины августа 1987 г. на реках Бургаули, Хинджа, Умара, Орохолинджа работала эстонская молодежная комплексная экспедиция, по результатам ее работ опубликован список из 190 видов сосудистых растений (Пааль, 1991). В конспекте флоры заповедника «Магаданский» (Беркутенко и др., 1989) для находящегося на п-ове Кони Ольского лесничества площадью 1034 км^2 приведено 345 видов (по сборам 1988 г.). Последние данные о флоре полуострова принадлежат Н. С. Павловой с соавт. (1990), работавшим в июле 1989 г. (реки Бургаули, Хинджа, мыс Таран, мыс Алевина, гора Скалистая) и составившим предварительный список из 154 видов (общее число растений на полуострове достигает, по их оценке, 300—350, однако более полный список в фондах заповедника отсутствует). С 1992 г. нами проводится планомерное изучение флоры п-ова Кони, продолжающееся до настоящего времени.

П-ов Кони расположен между 58°50′ и 59°15′ с. ш., 151°10′ и 152°30′ в. д. Восточную границу полуострова мы проводим по водосбору рек, впадающих в залив Забияка (реки Аргаскич, Сивуч и Сиглан до уровня бух. Мелководной) так, что она целиком охватывает Сигланский кряж. Проведение границы именно здесь обосновано с геологической точки зрения, так как полуострова Кони и Пьягина с лежащим между ними горным массивом представляют собой северную часть Сигланской морфоструктуры, естественно ограниченную на севере субширотными синклинальными впадинами по трансрегиональному глубинному разлому (Кулаев, 1980).

На большей части северного побережья Охотского моря береговая линия в палеогене и неогене располагалась на значительном удалении к югу и юго-востоку от современной. В кайнозое здесь происходил процесс постепенного погружения окраины континентальной суши, и к началу антропогена побережье протягивалось примерно по дуге от г. Охотска вдоль южной окраины полуостровов Кони и Пьягина (в нескольких километрах к югу от них) и далее — по юго-восточному берегу п-ова Тайгонос. Существование абразионных морских террас высотой 20—60 м на юге п-ова Кони в бух. Сиглан и на м. Алевина



Район работ.
Границы: *а* — заповедника, *б* — районов п-ова Кони.

приходится на участки, где в течение большей части антропогена береговая линия располагалась наиболее близко к современной. В криоаридные фазы плейстоцена шельф осушался в результате регрессий моря. Окончательное становление современного геоморфологического облика побережья произошло в верхнем плейстоцене—голоцене и связано с послеледниковой трансгрессией Мирового Океана (Кулаев, 1980). Таким образом, именно полуострова Кони и Пьягина — южный форпост суши Северной Охотии — являются рефугиумами реликтовых видов, обладавших некогда обширными ареалами.

Переходное положение Северной Охотии между устойчиво-континентальными и собственно-океаническими территориями определяет переменность типов климата в геологическом прошлом и дискуссионность вопроса о большей близости региона к Восточной Сибири или Камчатке. По флористическому районированию Северо-Восточной Азии (Юрцев, 1974) п-ов Кони входит в Охотскую приморскую подпровинцию Северо-Охотской провинции Восточно-Сибирского сектора Бореальной флористической области. А. Л. Тахтаджян (1978) относит эту территорию к Северо-восточносибирской провинции Циркумбореальной флористической области. А. П. Хохряков (1989) выделяет в составе Охотско-Камчатской флористической провинции (Miyakea—Ochotia prov.) Охотской подпровинции (Ochotia victoris subprov.) Североохотский округ (интегральный эндемик *Saxifraga derbekii*), который по более раннему флористическому районированию Магаданской обл. (Хохряков, 1985) известен как Прибрежно-Охотский флористический район. Для него характерны лиственничники и каменноберезняки с мощно развитыми ярусами мезофильного разнотравья, злаков, кедрового стланика и ольховника. Наряду с преобладающим восточносибирским комплексом флоры здесь находится на своем северном пределе распространения ряд охотских и японо-маньчжурских видов (Хохряков, 1971, 1989). Анализ флоры п-ова Кони, которому мы планируем посвятить отдельную публикацию, позволит прояснить его статус в схемах флористического районирования.

Приходится констатировать, что при районировании и по другим компонентам биоты мнения авторов бывают трудносопоставимы. Одни рассматривают полуостров как единое целое. Б. А. Юрцев (1966) относит эту территорию к

Корякско-Охотской подпровинции Северо-Ангаридской провинции гипоарктического ботанико-географического пояса или к полосе гипоарктической тайги (Юрцев, 1974). По геоботаническому районированию Б. П. Колесникова (1955, 1963) п-ов Кони относится к Охотской провинции лиственничных редколесий и лесов Восточно-Сибирской светлохвойной подобласти Евразиатской таежной области. А. Т. Реутт (1970) включает п-ов Кони в горную область кедровых стлаников и лиственничных лесов Охотского побережья, оставляя за провинцией то же название, что и Колесников. Другие авторы разделяют п-ов Кони в широтном направлении. Согласно климатическому районированию, полуостров находится в зоне приморского климата тундры и лесотундры (избыточное увлажнение, холодное лето, снежная зима, сильные ветры). Причем по его территории проходит граница двух вариантов суровости климата — необлесенных пространств с большой суровостью климата на юге и облесенных пространств, где суровость погоды меньше, — на севере полуострова (Клюкин, 1970). По схеме ландшафтного районирования (Пармузин, 1967) п-ов Кони находится в зоне берингийских тундр Пришелеховской провинции. Тундра занимает южную часть полуострова, находится здесь в умеренном поясе и достигает максимально южного положения на материке — 58°50′ с. ш. Узкая полоса северного побережья полуострова относится к зоне приморских тундролесий Магаданской провинции, где в структуру высотной поясности наряду с хорошо выраженными тундрами добавляются лиственничные леса и редколесья со значительным количеством тундровых и арктоальпийских растений. Четыре из шести зоогеографических участков Колымского нагорья А. А. Кищинского (1968) есть на п-ове Кони. К недостаткам вышеперечисленных схем районирования (кроме флористических) следует отнести игнорирование авторами факта присутствия на полуострове мощно развитых каменноберезняков.

Предварительно мы выделили на п-ове Кони два ботанико-географических района: западный высокогорный (1000—1500 м над ур. м.) с сильно расчлененным рельефом и восточный, где горная гряда, проходящая в широтном направлении (абсолютные отметки высот не превышают 1000 м), смещена к южному побережью. Для западной части полуострова характерны обширные заросли стлаников (кедровые, ольховниковые); значительные по площади каменистые осыпи и гольцы; различные варианты сухих кустарничковых, кустарничково-лишайниковых и разнотравно-кустарничковых горных тундр; альпийские и нивальные луговины по горным ручьям и циркам; бугристые кустарничково-моховые и осоково-кустарничковые тундры на приморских террасах. Древесная растительность представлена пойменными ивово-чозениевыми, ивовыми, тополево-чозениевыми лесами и склоновыми каменноберезняками, последние играют заметную роль в ландшафтах в полосе 50—400 м над ур. м. Аналогичные леса существуют как на севере, так и на юге п-ова Кони, что противоречит утверждению Н. К. Клюкина (1970) о необлесенных пространствах на юге, хотя только здесь кустарничково-лишайниковые тундры занимают приморские террасы и широкие долины рек, свободно открывающиеся к побережью. В восточной части полуострова появляется лиственница, сначала среди зарослей крупных стлаников по склонам, далее к востоку она образует лиственничные редколесья на заболоченных плакорах, еще восточнее спускается в поймы крупных рек и становится ведущей древесной породой в лесах. На востоке полуострова большую площадь занимают выположенные междуречные участки (образующие как бы центральное плато на высоте около 300 м над ур. м.), для которых характерны сухие кустарничковые или влажные осоково-кустарничково-моховые, осоково-сфагновые тундры, ерники; в среднем течении р. Сиглан обычным элементом растительности являются кочкарные осоково-пушицевые тундры с мелкими озерами со сплавинами по берегам (Мелководненские тундры). В горном массиве основными являются заросли кедрового стланика, гольцы и горные тундры. В среднем течении крупных рек обоих районов (реки Хинджа, Умара,

Богурчан, Окурчан, Бургаули, Сиглан, Сивуч) в поймах обычны высокотравные и закустаренные разнотравно-злаковые луга. Границу районов мы проводим по ручьям Малая Умара на севере и Кедрач на юге полуострова, используя в качестве основного критерия границу распространения лиственницы. Вся территория заповедника попадает в западный район; граница заповедника проходит на 5—10 км западнее границы между районами (см. рисунок).

Своеобразный состав флоры по сравнению с близлежащими участками побережья Тауйской губы, значительное количество интересных флористических находок, а также разрозненность и труднодоступность литературных источников побудили нас опубликовать список сосудистых растений п-ова Кони, включающий 525 видов (см. таблицу). Таксоны в нем расположены по системе Энглера, виды внутри родов — по алфавиту, номенклатура видов дана по работе С. К. Черепанова (1981) с частичными коррективами по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (1985—1992). Для каждого вида дана ссылка на источник, в котором он приводится для п-ова Кони, а также указано его наличие в западной (заповедник) и восточной частях полуострова. Сборы хранятся в Гербарии ИБПС ДВО РАН. Гербарные материалы обработаны авторами статьи.

Кроме того, разными авторами указываются для полуострова 22 вида, присутствие которых представляется маловероятным. Эти не включенные в общий список виды мы разбили на несколько групп.

А. Виды, указанные Ю. П. Кожевниковым и А. П. Хохряковым (1976), А. П. Хохряковым (1985), не подтвержденные гербарными материалами Института биологических проблем Севера.

Woodsia alpina (Bolt.) S. F. Gray — основной ареал вида — Чукотка; за этот вид часто принимались мелкие особи *W. ilvensis* со слабым опушением и немногочисленными чешуйками на нижней стороне вай (Цвелев, 1991).

Pteridium aquilinum (L.) Kuhn. — возможно, заслуживает исключения из состава флоры Магаданской обл., поскольку единственное местонахождение на р. Антаре не подтверждается гербарным материалом и последующими обследованиями на прилежащих территориях.

Lilium pensylvanicum Ker-Gawl. (*L. dahuricum* Ker-Gawl.) — приводится для п-ова Кони и р. Армани (Хохряков, 1985), гербарные образцы есть только из бассейна р. Армань.

Salix kimurana Miyabe et Tatevaki (*S. berberifolia* Pall. subsp. *kimurana* (Miyabe et Tatevaki) A. Skvorts.) — известен только с трех вершин Сахалина (Скворцов, 1968).

S. urbaniana Seem. (*S. cardiophylla* Trautv. et Mey. subsp. *urbaniana* (Seem.) A. Skvorts.) (для залива Одян) — северная граница ареала проходит значительно южнее, по Олекме и Аяну (Скворцов, 1968).

Polygonum subauriculatum V. Petrov ex Kom. — вид с ареалом в Приамурье (Цвелев, 1989).

Gentianella acuta (Michx.) Hiit. — распространен в континентальных колымских районах (Хохряков, 1985).

Б. Виды, приведенные в списке, составленном Н. С. Павловой с соавт. (1990).

Athyrium sinense Rupr. — близок к широко распространенному на полуострове *A. filix-femina*, но с основным ареалом в Приморье, изредка встречается на Камчатке (Цвелев, 1991).

Stellaria eschscholtziana Fenzl — изредка встречается в континентальных районах Магаданской обл. (верховья р. Омолон, перевал Яблоневый), а также на Чукотке (Хохряков, 1985).

Delphinium ochotense Nevski — во флоре Магаданской обл. отсутствует (Хохряков, 1985), но приводится В. Н. Ворошиловым (1982) для Охотии; живокость на п-ове Кони встречается редко, все собранные нами экземпляры относятся к *D. brachycentrum*, и вероятность нахождения другого вида низка.

В. Виды, приведенные Я. Паалем (1991), отсутствующие в гербарии, переданном эстонской экспедицией в Магаданский заповедник.

Diplazium sitchense (Rupr.) Holub — вид с ареалом на Камчатке, Курилах, Командорах (Харкевич, 1985).

Salix caprea L. — известен на Дальнем Востоке с Камчатки, Сахалина и Приморья (Скворцов, 1968).

S. ovalifolia Trautv. — в Охотии не отмечен, произрастает на Чукотке (Скворцов, 1968).

Wilhelmsia physodes (Ser.) McNeill. — на побережье Охотского моря западная граница ареала проходит значительно восточнее — по р. Парень (Хохряков, 1985).

Список сосудистых растений полуострова Кони

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Woodsia ilvensis (L.) R. Br.	2, 3, 4	+	+
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.	2,3, 4	+	+
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newl.	2, 4	+	+
G. jessoense (Koidz.) Koidz.	2	+	
Athyrium americanum (Butt.) Maxon	1, 2, 3	+	+
A. filix-femina (L.) Roth	1, 4	+	+
Diplazium sibiricum (Turcz.) Kurata	2	+	
Phegopteris connectilis (Mich.) Watt	1, 2, 3, 4	+	+
Dryopteris expansa (C. Presl) Fras.-Jank. et Jermy	1, 2, 3, 4	+	+
D. fragrans (L.) Schott	1, 3	+	+
*_Cryptogramme acrostichoides_ R. Br.	1, 2, 3	+	+
**_Botrychium robustum_ (Rupr.) Underw.			+
Equisetum arvense L.	1, 2, 3, 4	+	+
E. fluviatile L.		+	+
*_E. hyemale_ L.	2, 3	+	+
E. pratense L.	2, 4	+	+
E. sylvaticum L.	1, 2, 3	+	+
E. scirpoides Mich.	2	+	+
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr	1, 2	+	+
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	1, 2	+	+
H. petrovii Sipl.	3	+	
H. selago (L.) Bernh. ex Schrank et Mart.	1, 3	+	+
Lycopodium annotinum L.	1, 2, 3, 4	+	+
L. clavatum L.	1, 2	+	+
L. dubium Zoega	1	+	+
L. juniperoideum Sw.	2	+	
L. lagopus (Laest.) Zinserl. ex Kuzen.	1, 4	+	+
Diphasiastrum alpinum (L.) Holub	1, 2, 3	+	+
D. complanatum (L.) Holub	1, 2, 3	+	+
Selaginella rupestris (L.) Spring	2, 3	+	+
Pinus pumila (Pall.) Regel	1, 2	+	+
Larix gmelinii (Rupr.) Rupr.	2		+
Juniperus sibirica Burgsd.	1, 2, 3	+	+
Sparganium angustifolium Michx.			+
S. emersum Rehm.			+
S. hyperboreum Laest.	1	+	+
Zostera marina L.		+	+
Potamogeton berchtoldii Fieb.	3	+	
Potamogeton sp.			+
Triglochin palustre L.	1, 2, 3	+	+
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert	1	+	+
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	1, 2, 4	+	+
H. sibirica (Tzvel.) Czer.	2	+	+
Alopecurus aequalis Sobol.	2	+	+
A. alpinus Smith	2, 4	+	+
A. glaucus Less.			+
A. stejnegeri Vasey	1	+	
Arctagrostis arundinacea (Trin.) Beal	2	+	+
A. latifolia (R. Br.) Griseb.	2	+	+
Agrostis clavata Trin.			+
A. mertensii Trin. (*A. borealis* auct.)	1, 2	+	+
Calamagrostis deschampsioides Trin.	1, 2	+	+
C. korotkyi Litv.	1, 2	+	
C. langsdorffii (Link) Trin.	1, 2	+	+
C. lapponica (Wahlenb.) C. Hartm.	1, 2	+	+

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Deschampsia glauca C. Hartm.	4	+	+
D. sukatschevii (Popl.) Roshev.	1	+	+
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	1, 2, 4	+	+
**Vahlodea flexuosa* (Honda) Ohwi	1, 2	+	+
Trisetum alascanum Nash	4	+	
T. molle Kunth	1, 3	+	+
T. sibiricum Rupr.	1, 4, 4	+	+
T. spicatum (L.) Richt.	2, 3	+	+
**Avenula dahurica* (Kom.) Holub	2, 3, 4	+	+
**Danthonia riabuschinskii* (Kom.) Kom.		+	+
Bromopsis pumpelliana (Scribn.) Holub	2	+	+
**Melica nutans* L.	2, 3, 4	+	+
Poa almasovii Golub.		+	
P. alpigena (Blytt) Lindm.	1, 2	+	+
P. arctica R. Br.	1, 2	+	+
+*P. beringiana* Probat.			+
P. glauca Vahl s. l.	2	+	
P. lanata Scribn. et Merr.	5	+	
P. malacantha Kom.			+
P. nemoralis L.		+	+
P. palustris L.	1, 4	+	+
P. paucispicula Scribn. et Merr.		+	
P. platyantha Kom.			+
P. pratensis L.	1, 2, 4	+	+
P. sibirica Roshev.			+
Arctopoa eminens (C. Presl) Probat.	1, 2, 3, 4	+	+
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.			+
Puccinellia phryganodes (Trin.) Scribn. et Merr.		+	+
Festuca altaica Trin.	1, 2, 3	+	+
F. brachyphylla Schult. et Schult. fil.	1	+	
F. ovina L. s. l.	1, 2, 4	+	+
F. rubra L.	2, 4	+	+
F. rubra var. *barbata* Hack.	1	+	
Elytrigia repens (L.) Nevski	2, 4	+	
Hordeum jubatum L.			r
+*Elymus charkeviczii* Probat.			+
E. confusus (Roshev.) Tzvel.		+	+
E. sibiricus L.	1	+	+
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	2	+	+
L. mollis (Trin.) Hara	1, 2, 3, 4	+	+
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey.	2, 4	+	+
E. callitrix Cham. ex C. A. Mey.	1	+	
E. gracile Koch	1	+	
E. humile Turcz. ex Steud.			+
E. medium Anderss.	1	+	+
E. polystachion L.	1, 2	+	+
E. russeolum Fries	1, 2	+	+
E. scheuchzeri Hoppe	2, 3	+	+
E. vaginatum L.	2	+	+
Baeothryon cespitosum (L.) A. Dietr.	1, 3	+	+
Eleocharis acicularis (L.) Roem et Schult.	2	+	
Carex appendiculata (Trautv. et C. A. Mey.) Kuk.	2	+	+
C. aterrima Hoppe			+
C. atrofusca Schkuhr	1, 2	+	
**C. augustinowiczii* Meinsh.	1, 2	+	

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Carex cinerea Poll.	1, 2, 4	+	+
C. chordorrhiza Ehrh.	2	+	
C. cryptocarpa C. A. Mey.	1, 2, 4	+	+
C. eleusinoides Turcz. ex Kunth	1, 2, 3, 4	+	+
C. falcata Turcz.	1, 2, 4	+	+
C. glareosa Wahlenb.	2	+	+
C. globularis L.	1, 2, 3, 4	+	+
C. gmelinii Hook. et Arn.	1, 2, 4	+	+
C. gynocrates Wormsk.			+
C. jacutica V. Krecz.			+
C. koraginensis Meinsh.	1, 2	+	+
C. ktausipali Meinsh.	4		+
C. lapponica O. Lang	1, 2	+	+
C. limosa L.	2	+	+
C. loliacea L.			+
C. lugens H. T. Holm	1, 2, 3	+	+
C. media R. Br.	1, 2	+	+
C. micropoda C. A. Mey.	2	+	
**C. middendorffii* Fr. Schmidt	4	+	+
C. pallida C. A. Mey.	1, 2, 3, 4	+	+
C. podocarpa R. Br.	1, 2	+	+
C. quasivaginata C. B. Clarke	2	+	
C. ramenskii Kom.			+
C. rariflora (Wahlenb.) Smith	1, 2, 3	+	+
C. rhynchophysa C. A. Mey.	2	+	+
C. rostrata Stokes			+
C. rotundata Wahlenb.	1, 2	+	+
C. saxatilis L.	3	+	+
C. schmidtii Meinsh.	2, 4	+	+
C. soczaveana Gorodk.	2	+	+
C. sordida Heurck et Muell. Arg.	2	+	+
C. subspathacea Wormsk. ex Hornem.			+
C. tripartita All.	2	+	
C. vanheurckii Muell. Arg.	2	+	+
C. vesicata Meinsh.	2	+	+
Scirpus maximoviczii Clarke	2	+	+
Juncus biglumis L.	1, 2	+	+
J. brachyspathus Maxim.	2	+	+
J. bufonius L.	1, 2	+	+
J. castaneus Smith	1, 2	+	+
J. filiformis L.	2, 3	+	+
J. haenkei E. Mey.	1	+	+
J. leucochlamys Zing. ex V. Krecz.	1, 2	+	+
J. triceps Rostk.			+
J. triglumis L.	1, 2	+	+
Luzula beringensis Tolm.	1	+	+
L. camtschadalorum (Sam.) Gorodk. ex Kryl.	1, 4	+	+
L. capitata (Miq.) Kom.	4		+
L. confusa Lindeb.	3	+	+
L. kjellmaniana Miyabe et Kudo	1, 3	+	+
L. melanocarpa (Michx.) Desv.		+	+
L. nivalis (Laest.) Spreng.	2	+	
L. parviflora (Ehrh.) Dezv.	3	+	+
L. plumosa E. Mey.		+	+
L. rufescens Fish. ex E. Mey.	3, 4	+	+

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Luzula sibirica V. Krecz.	1, 2, 3, 4	+	+
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	2, 4	+	
L. unalaschkensis (Buchenau) Satake	2	+	+
L. wahlenbergii Rupr.	1, 2	+	+
Tofieldia coccinea Richards.	2	+	+
Veratrum oxysepalum Turcz.	1, 2	+	+
Fritillaria camschatcensis (L.) Ker-Gawl.	1, 2, 4	+	+
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	2, 3	+	+
Smilacina trifolia (L.) Desf.	2	+	+
Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt	2, 3	+	+
**M. dilatatum* (Wood.) Nels. et Macbr.	1, 2, 3, 4	+	+
**Streptopus amplexifolius* (L.) DC. subsp. *papillatus* (Ohvi) A. et D. Löve	1, 2	+	
Allium strictum Schrad.	1, 2, 4	+	+
A. schoenoprasum L.	2, 4	+	+
***Iris laevigata* Fisch. et Mey.	4	+	
I. setosa Pall. ex Link	1, 2	+	+
**Dactylorhiza aristata* (Fisch. ex Lindl.) Soó	4		+
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	2	+	
**Platanthera tipuloides* (L. f.) Lindl.			+
**Listera cordata* (L.) R. Br.	2, 4	+	+
Corallorhiza trifida Chatel.	2	+	
Populus suaveolens Fisch.	2, 4	+	+
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts.	2, 3, 4	+	+
Salix alaxensis Cov.	1, 2, 3, 4	+	
S. arctica Pall.	1, 2, 3	+	+
S. bebbiana Sarg.	2	+	+
S. boganidensis Trautv.	1, 2	+	+
S. chamissonis Anderss.	3	+	+
S. fuscescens Anderss.		+	+
S. hastata L.	3	+	+
S. khokhrjakovii A. Skvorts.	1, 2, 3, 4	+	+
S. krylovii E. Wolf	1, 3	+	+
S. lanata L. s. l.	4	+	
S. magadanensis Nedoluzhko	3	+	
S. myrtilloides L.	4		+
S. polaris Wahlenb.	3	+	
S. pseudopentandra (B. Floder.) B. Floder.		+	+
S. pulchra Cham.	3	+	+
S. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	1, 3	+	+
S. shwerinii E. Wolf	1, 2	+	+
S. sphenophylla A. Skvorts.	1, 2, 3	+	+
S. udensis Trautv. et Mey.	1, 3, 4	+	+
Betula divaricata Ledeb.	1, 2, 4	+	+
B. exilis Sukacz.	1, 2	+	+
B. extremiorientalis Kuzen. et V. Vassil.			+
B. lanata (Regel) V. Vassil.	1, 2, 3	+	+
Dushekia fruticosa (Rupr.) Pousar s. l.	1, 2, 3, 4	+	+
Urtica angustifolia Fisch. ex Hornem.	1, 3	+	+
Koenigia islandica L.	3	+	+
Rumex acetosella L.			r
R. aquaticus L.	2, 3, 4	+	+
R. arcticus Trautv.	1, 2, 3	+	+
Oxyria digyna (L.) Hill	1, 2, 3, 4	+	+
Polygonum ajanense (Regel ex Til.) Grig.	3	+	

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Polygonum aviculare L.			r
P. bistorta L. subsp. *ellipticum* (Willd. ex Spreng.) Petrovsky	2, 3	+	+
P. bistorta subsp. *plumosa* (Small) D. Löve	3	+	+
P. boreale (Lange) Small	3	+	
P. riparium Georgi	1, 2	+	+
P. tripterocarpum A. Gray	1, 2, 3, 4	+	+
P. viviparum L.	1, 2, 4	+	+
Fallopia convolvulus (L.) A. Löve			r
Atriplex gmelinii C. A. Mey.	2	+	+
A. patens (Litv.) Iljin			r
Claytonia acutifolia Pall. ex Schult.	2, 3	+	+
C. eschscholtzii Cham.	1, 2, 3, 4	+	+
C.sarmentosa C. A. Mey.	1, 3, 4	+	+
Montia fontana L.	1, 2, 3	+	+
Stellaria calycantha (Ledeb.) Bong.	1, 2, 3	+	+
S. ciliatosepala Trautv. s. l.	2	+	+
S. crassifolia Ehrh.	1, 2, 3, 5	+	
S. diffusa Willd. ex Schlecht.	2	+	+
S. fenzlii Regel	1, 2, 3	+	+
S. fischerana Ser.	2, 3	+	
S. humifusa Rottb.	2, 3	+	+
S. media (L.) Vill.	2, 3	r	r
S. ruscifolia Pall. ex Schlecht.	1, 2, 3	+	+
S. umbellata Turcz. ex Kar. et Kir.			+
Fimbripetalum radians (L.) Ikonn.	2, 3, 4	+	+
Cerastium beeringianum Cham. et Schlecht.	1, 2, 3	+	+
Sagina intermedia Fenzl	1, 2	+	
S. saginoides (L.) Karsten	2	+	+
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.		+	+
M. biflora (L.) Schinz et Thell.	2, 3	+	+
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.	3	+	
M. rubella (Wahlenb.) Hiern			+
M. verna (L.) Hiern	2	+	+
Honckenya peploides (L.) Ehrh.	1, 2, 3, 4	+	+
Arenaria capillaris Poir.	3	+	
Moehringia lateriflora (L.) Fenzl	1, 4	+	+
Silene repens Patrin	1, 2, 3	+	+
S. stenophylla Ledeb.	2, 3	+	+
Oberna behen (L.) Ikonn.			r
Lychnis ajanensis (Regel et Til.) Regel	1, 2, 3	+	+
Gastrolychnis violascens Tolm.	3	+	
Gypsophila violacea (Ledeb.) Fenzl	2	+	+
Dianthus repens Willd.	2, 3	+	+
**Nymphaea tetragona* Georgi			+
Caltha arctica R. Br. s. l.	2, 3	+	+
C. violacea A. Khokhr.	4		+
C. membranacea Schipcz.	3	+	+
Trollius membranostyllis Hult.	2, 3	+	+
Coptis trifolia (L.) Salisb.	1, 2, 4	+	+
Delphinium brachycentrum Ledeb.	2, 4	+	+
Aconitum ajanense Steinb.	4		+
A. productum Reichenb.	1, 2, 3	+	+
A. ochotense Reichenb.	1, 2	+	
A. umbrosum (Korch.) Kom.		+	+
Pulsatilla multifida (C. Pritz.) Juz.	2	+	+

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Anemonastrum sibiricum (L.) Holub	1, 2, 3, 4	+	+
Jurtzevia richardsonii (Hook.) A. et D. Löve		+	+
**Anemonidium dichotomum* (L.) Holub			+
**Anemonoides debilis* (Turcz.) Holub	2, 3, 4	+	+
Atragene ochotensis Pall.	1, 2	+	+
***Clematis fusca* Turcz.			+
Ranunculus acris L.			r
R. borealis Trautv.	3, 4	+	+
R. gmelinii DC.	3	+	+
R. hyperboreus Rottb.	3	+	+
R. lapponicus L.	3, 4	+	+
R. monophyllus Ovcz.	3	+	+
R. nivalis L.	2	+	
R. pallasii Schlecht.			+
R. pygmaeus Wahlenb.	1, 2, 4	+	+
R. repens L.	2	+	+
R. reptans L.	2, 3	+	+
R. subcorymbosus Kom.	3	+	+
R. sulphureus C. J. Phipps	3	+	
Thalictrum alpinum L.			+
T. kemense (Fries) Koch	1, 2, 3, 4	+	+
T. sparsiflorum Turcz. ex Fisch. et Mey.	2, 3	+	+
Papaver nudicaule L. s. l.	2	+	+
P. keelei Porsild	3	+	
Dicentra peregrina (J. Rudolph) Makino	1, 2	+	+
Corydalis arctica M. Pop.	2	+	+
C. magadanica A. Khokhr.		+	+
Barbarea orthoceras Ledeb.			+
Rorippa palustris (L.) Bess.	1, 2	+	+
Cardamine bellidifolia L.	1, 2, 3	+	+
C. regeliana Miq.	1, 2	+	+
**C. pedata* Regel et Til.	2, 3, 4	+	+
C. pratensis L. s. l.	2	+	+
C. trifida (Lam. ex Poir.) B. M. Jones		+	+
C. umbellata Greene	1, 2, 3	+	+
Cardaminopsis gemmifera (Matsum.)Berkutenko	2, 4	+	+
C. lyrata (L.) Hiit.	2, 3, 4	+	+
C. petraea (L.) Hiit.	2, 3	+	
Erysimum cheiranthoides L.	2, 3	+	+
E. hieracifolium L.	2	+	+
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.	3	r	r
Draba cana Rydb.	2	+	+
D. cinerea Adams			+
D. hirta L.	3	+	+
D. juvenilis Kom.			+
D. nemorosa L.			r
D. nivalis Liljebl.	2, 3	+	+
D. ussuriensis Pohle subsp. *villosula* (Tolm.) Berkutenko	1, 2, 3	+	+
Ermania parryoides (Cham.) Botsch.	3	+	
Cochlearia officinalis L. s. l.	2, 3	+	+
Drosera rotundifolia L.	1, 2	+	+
Rhodiola atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.	1, 2, 4	+	+
R. rosea L.			+
R. stephanii (Cham.) Trautv. et Mey.	1, 2, 3, 4	+	+
Sedum cyaneum J. Rudolph	1, 2, 3	+	+

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Sedum purpureum (L.) Schult.	3	+	+
Saxifraga aestivalis Fisch. et C. A. Mey.			+
S. bracteata D. Don	1, 2, 3	+	+
S. cernua L.	2	+	
S. cherlerioides D. Don	2	+	+
S. derbekii Sipl.	1, 2, 3	+	+
S. funstonii (Small) Fedde	2, 3	+	+
S. hyperborea R. Br.	3, 4	+	+
S. merkii Fisch. ex Sternb.	1, 2, 3	+	+
S. nelsoniana D. Don	1, 3	+	+
S. nudicaulis D. Don	1, 2, 3	+	+
S. porsildiana (Calder et Savile) Jurtz. et Petrovsky	3	+	
S. punctata L.	1, 2, 3, 4	+	+
S. radiata Small	3	+	
S. spinulosa Adam	1, 2	+	+
Chrysosplenium sibiricum (Ser. ex DC.) Charkev.	1, 2, 4	+	+
C. tetrandrum (Lund) Th. Fries	3	+	
Parnassia palustris L.	1, 2	+	+
Ribes triste Pall.	2, 3	+	+
Spiraea betulifolia Pall.			+
S. salicifolia Roem.	1, 2	+	+
S. stevenii (Schneid.) Rydb.	1, 2, 4	+	+
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.	1, 4	+	+
Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem.	1, 2, 3, 4	+	+
Rubus arcticus L.	1, 2, 3, 4	+	+
R. chamaemorus L.	1, 2	+	+
R. sachalinensis Lévl.	1, 2, 3, 4	+	+
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz	1, 2, 3, 4	+	+
Comarum palustre L.	1, 2	+	+
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	1, 2	+	+
P. egedii Wormsk.	2, 3	+	+
P. fragiformis Willd. ex Schlecht.	1, 2, 3	+	+
P. nivea L. s. l.	2, 3	+	+
P. stipularis L.	2	+	
P. rupifraga A. Khokhr.	2, 3	+	+
Sibbaldia procumbens L.	1, 2	+	+
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult.	1, 2, 3, 4	+	+
Geum aleppicum Jacq.	1, 2, 3	+	+
***G. fauriei* Lévl.			+
+*G. macrophyllum* Willd. subsp. *perincisum* (Rudb.) Hult.	3	+	
Dryas ajanensis Juz. subsp. *ochotensis* Jurtz.	2, 3	+	+
Filipendula palmata (Pall.) Maxim.	2	+	+
Sanguisorba officinalis L.	2, 4	+	+
Rosa acicularis Lindl.	2	+	+
R. amblyotis C. A. Mey.	2	+	+
**Caragana jubata* (Pall.) Poir.			+
Astragalus alpinus L.	1, 2, 3	+	+
A. frigidus (L.) A. Gray	2, 3	+	+
A. schelichovii (L.) A. Gray	2	+	+
Oxytropis czukotika Jurtz.	2, 3	+	+
O. evenorum Jurtz. et A. Khokhr.	1, 2, 3	+	+
O. ochotensis Bunge	2	+	
O. trautvetteri Meinsh.	1, 2	+	
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. s. l.	1, 2, 3	+	+
Lathyrus japonicus Willd.	1, 2, 3	+	+

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Lathyrus pilosus Cham.		+	+
Geranium erianthum DC.	1, 2, 3, 4	+	+
Empetrum nigrum L. s. l.	1, 2, 3	+	+
Callitriche hermaphroditica L.			+
C. verna L.	3	+	+
Impatiens noli-tangere L.	2	+	+
Viola biflora L.	1, 2, 3, 4	+	+
V. epipsiloides A. et D. Löve	1, 2, 3, 4	+	+
V. sachalinensis Boissieu	*1*	+	
Epilobium anagallidifolium Lam.	1, 2, 3	+	+
E. glandulosum Lehm.			+
E. hornemannii Reichenb.	1, 2, 3, 4	+	+
E. palustre L.	1, 2, 3	+	+
Chamerion angustifolium (L.) Holub	1, 2, 4	+	+
C. latifolium (L.) Holub	1, 2, 3, 4	+	+
Hippuris tetraphylla L.	2	+	
H. vulgaris L.	2, 3	+	+
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. subsp. *aemula* (Woronow) Sóo	1, 2	+	+
Bupleurum triradiatum Adam ex Hoffm.	1, 2, 3	+	+
Cicuta virosa L.			+
**Magadania victoris* (Schischk.) M. Pimen. et Lavrova	1, 2, 3	+	+
Ligusticum scoticum L.	2, 3, 4	+	+
Tilingia ajanensis Regel et Til.	1, 2, 4	+	+
Angelica gmelinii (DC.) M. Pimen.		+	+
A. saxatilis Turcz. ex Ledeb.	1, 2, 3	+	+
Chamaepericlymenum suecicum (L.) Aschers. et Graebn.	1, 2, 3, 4	+	+
Pyrola minor L.	1, 2, 4	+	+
P. rotundifolia L.	2, 3	+	+
Orthilia obtusata (Turcz.) Jurtz.	1, 2, 3	+	+
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	1, 2, 3	+	+
L. palustre L.	3	+	+
Rhododendron aureum Georgi	1, 2, 3	+	+
R. camtschaticum Pall.	1, 2, 3, 4	+	+
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.	1, 2, 3, 4	+	+
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.	1, 2, 3	+	+
**Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don	2, 3	+	+
C. ericoides (Pall.) D. Don	1, 2	+	+
Andromeda polifolia L.	1, 2, 3, 4	+	+
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	2	+	+
Arctous alpina (L.) Niedenzu	1, 2, 3	+	+
Oxycoccus microcarpus Turcz. ex Rupr.	1, 2, 4	+	+
**O. palustris* Pers.			+
Vaccinium vitis-idaea L.	1, 2, 3	+	+
V. uliginosum L.	1, 2	+	+
Diapensia obovata (Fr. Schmidt) Nakai	1, 2, 3	+	+
Primula cuneifolia Ledeb.	1, 2, 3, 4	+	+
Androsace capitata Willd. ex Roem. et Schult.	2	+	
A. septentrionalis L.		+	+
Trientalis europaea L.	1, 2, 3	+	+
Gentiana glauca Pall.	1, 2, 3, 4	+	+
Gentianella auriculata (Pall.) Gillet	2, 4	+	+
Gentianopsis barbata (Froel.) Ma			+
Halenia corniculata (L.) Corn.	2, 3	+	+
Menyanthes trifoliata L.		+	+

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	В
Polemonium acutiflorum Willd.	1, 2, 3, 4	+	+
P. villosum J. Rudolph ex Georgi	3	+	+
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge			+
Myosotis suaveolens Waldst. et Kit. s. l.	2, 3, 4	+	+
Mertensia maritima (L.) S. F. Gray	1, 2, 3, 4	+	+
M. rivularis (Turcz.) DC.	1, 3, 4	+	+
M. pubescens (Roem. et Schult.) DC.	2, 3	+	+
Dracocephalum palmatum Steph.	2, 3	+	
Galeopsis bifida Boen.			r
Thymus serpyllum L. s. l. (*T. diversifolius* Klok.)	2, 3	+	
**Pennelianthus frutescens* (Lamb.) Crosswhite	1, 2, 3, 4	+	+
Veronica americana (Raf.) Schwein ex Benth.	1, 2	+	+
**V. humifusa* Dicks.	1, 2	+	+
V. serpyllifolia L.			+
Lagotis glauca Gaertn.			+
L. minor (Willd.) Standl.	1, 2, 3, 4	+	+
Euphrasia hyperborea Jorgens.			+
Pedicularis alopecuroides Stev. ex Spreng.	2	+	
P. amoena Adam ex Stev.	1, 2	+	
P. capitata Adam	2, 4	+	+
P. eriophora Turcz.	3	+	
P. interioroides (Hult.) A. Khokhr.	1, 2	+	+
P. labradorica Wirsing	2, 3	+	+
P. lapponica L.	1, 2	+	+
**P. ochotensis* A. Khokhr.	3	+	
P. resupinata L.	1, 2, 3, 4	+	+
P. verticillata L.	2, 4	+	+
Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.	2, 4	+	+
Pinguicula variegata Turcz.	2, 3	+	+
Utricularia vulgaris L.			+
Plantago major L.			r
Galium boreale L.	1, 2, 3, 4	+	+
G. trifidum L.	3	+	+
Linnaea borealis L.	2	+	+
Lonicera caerulea L.	1, 2, 3	+	+
L. chamissoi Bunge ex P. Kir.	1, 2, 3	+	+
Adoxa moschatellina L.	2	+	+
Valeriana capitata Pall. ex Link	2, 3, 4	+	+
Patrinia sibirica (L.) Juss.	2, 3	+	+
Astrocodon expansus (J. Rudolph) Fed.	1, 2, 3	+	+
Campanula dasyantha Bieb. s. l.	3	+	
C. langsdorffiana Fisch. ex Trautv. et Mey.	2, 3	+	+
C. lasiocarpa Cham.	1, 2, 3, 4	+	+
Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd.	1, 2, 3, 4	+	+
Aster alpinus L. s. l.	2, 3	+	+
A. sibiricus L.	3	+	+
Erigeron eriocephalus J. Vahl	2, 4	+	+
E. politus Fries	1, 2, 3	+	+
E. thunbergii A. Gray	3	+	
Gnaphalium uliginosum L.	2	+	+
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	3, 4	+	+
Ptarmica alpina (L.) DC. (*Achillea alpina* L.)	2	+	+
P. camtschatica (Rupr. ex Heimerl) Kom.	3	+	+
Achillea millefolium L.			r
Lepidotheca suaveolens (Pursh) Nutt.	3, 4	r	r

Виды	Коллекторы	Части п-ова Кони	
		З	*В*
Arctanthemum arcticum (L.) Tzvel. subsp. *arcticum*	1, 2, 3, 4	+	+
A. arcticum subsp. *polare* (Hult.) Tzvel.		+	+
Tanacetum boreale Fisch. ex DC.	1, 2, 3	+	+
Artemisia arctica Less. s. l.	1, 2, 4	+	+
A. borealis Pall.	1, 2, 3, 4	+	+
A. glomerata Ledeb.	1, 2, 3	+	+
A. leucophylla (Bess.) Turcz. ex Clarke	2, 4	+	+
A. lagopus Fisch. ex Bess.	2	+	+
A. opulenta Pamp.	1, 2	+	+
A. tilesii Ledeb.	1, 2	+	+
Petasites frigidus (L.) Fries			+
P. sibiricus (J. F. Gmel.) Dingwall	***1, 2***	+	
Cacalia hastata L.	1, 2, 4	+	+
Senecio artropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.			+
**S. cannabifolius* Less.	1, 2, 3	+	+
S. integrifolius (L.) Clairv. s. l.		+	+
S. pseudoarnica Less.	1, 2, 3, 4	+	+
S. tundricola Tolm.			+
S. vulgaris L.			г
Saussurea nuda Ledeb.	1, 2, 3	+	+
S. oxyodonta Hult.	1, 2, 3, 4	+	+
S. tilesii Ledeb.	2, 3	+	+
Cirsium setosum (Willd.) Bess.			г
Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb.	1, 2, 3, 4	+	+
Lagedium sibirica (L.) Sojàk	1, 2, 4	+	+
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.	2, 3	+	+
T. lateritium Dahlst.	3	+	+
T. longicorne Dahlst.	3	+	+
T. macroceras Dahlst.			+
Taraxacum sp. 1		+	
Taraxacum sp. 2		+	
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	***3***	+	

Примечание. Коллекторы. Цифрами в списке даны ссылки на публикации ранее работавших на п-ове Кони ботаников: 1 — Кожевников Ю. П., Хохряков А. П. (1976); 2 — Беркутенко А. Н., Докучаева В. Б., Полежаев А. Н. (1989); 3 — Павлова Н. С., Якубов В. В., Костерин О. Э. и др. (1990); 4 — Пааль Я. (1991); 5 — Хохряков А. П. — указание во «Флоре Магаданской области» (1985) на присутствие данного вида на п-ове Кони. Цифры выделены полужирным курсивом, если вид приводится только по литературным источникам. Части п-ова Кони: *З* — западная (в т. ч. заповедник), *В* — восточная. Виды растений: «**» — виды, для которых ранее были известны только 1 или 2 местонахождения на территории области, на п-ове Кони не отмечавшихся, «*» — другие редкие виды (Беркутенко, 1987); «+» — виды, впервые выявленные в Прибрежно-Охотском флористическом районе; «г» — заносные виды, собранные вдоль дорог, у жилья.

Trollius sibiricus Schipcz. — вид, близкий к *T. membranostylis*, встречающийся в северо-восточной Якутии (Хохряков, 1985).

Cochlearia lenensis Adam ex Fisch. — мы включаем этот вид в *C. officinalis* L.

Spiraea media Franz Schmidt. — произрастает в основном в более северных континентальных районах области (Хохряков, 1985).

Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm. — указание ошибочное, это, без сомнения, *M. suaveolens* Waldst. et Kit.

Galium kamtschaticum Stell. ex Schult. et Schult. — вид с ареалом на Камчатке, Сахалине и в Приморье (Петелин, 1991).

Achillea macrocephala Rupr. (*Ptarmica speciosa* DC.) — вид с ареалом на Камчатке, Курилах и Командорах (Баркалов, 1992).

Ajania pallasiana (Fisch. ex Bess.) Poljak. — граница ареала на побережье Охотского моря находится в 200 км западнее в бухте Шельтинга (Хохряков, 1985).

Saussurea pseudoangustifolia Lipsch. — вид, произрастающий обычно на известняках, которых нет на полуострове; за него часто ошибочно принимают узколистные формы *S. nuda*, *S. oxyodonta*, *S. tilesii* (Баркалов, 1992).

Таким образом, на территории общей площадью около 2700 км² выявлено 525 видов сосудистых растений. Это — треть видов флоры Магаданской обл., насчитывающей более 1500 видов (Хохряков, 1985). При сравнении с п-овом Камчатка (Определитель..., 1981) оказывается, что площадь п-ова Кони в 100 раз меньше, а количество видов меньше только в 2 раза. (Виды, собранные на о-ве Умара, расположенном в 1.5 км от п-ова Кони, в данный список не включены и рассмотрены отдельно (Мочалова, 1995)). Из общего списка 16 видов являются рудеральными, 92 приводятся нами впервые для п-ова Кони (в том числе 13 заносных) и 3 — впервые для Охотии. На всем полуострове встречается 382 вида, 71 вид — только в его западной части и 72 — только в восточной; индекс Съеренсена—Чекановского (показатель сходства) довольно высокий — 0.84. Для выяснения различий в составе видов западной и восточной частей полуострова можно использовать также индекс Сокала—Снита (отношение числа общих видов к сумме числа видов в объединенном списке и числа не общих видов), он равен 0.57 (Песенко, 1982).

Поскольку местонахождения многих видов, являющихся редкими в Магаданской обл. (Беркутенко, 1987), были неизвестны на момент написания «Флоры Магаданской области» (Хохряков, 1985), а также не учтены в сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», их распространение на п-ове Кони и экологию мы комментируем ниже.

Cryptogramma acrostichoides — обычен, повсеместно по гольцам и реже по каменистым сухим склонам.

Botrychium robustum — единичные находки на р. Сиглан, в сухой лишайниково-разнотравной лиственничной пойме.

Equisetum hyemale — обычен, высокотравные луга и закустаренные участки в долинах всех крупных рек.

Sparganium emersum — мочажина на влажном закустаренном лугу в среднем течении р. Умары, вероятно, распространен шире.

Vahlodea flexuosa — спорадически в ивняках, ольховниках и пойменных лесах с хорошо выраженным кустарниковым ярусом.

Avenula dahurica — нередко на сухих участках пойм, изредка на низкогорных участках кустарничково-лишайниковых тундр (реки Богурчан, Бургаули, Асаткан, Сиглан, Сивуч).

Danthonia riabuschinskii — очень редко на сухих участках поймы, в основном на лишайниково-разнотравных участках тополевников (ур. Тополиное на р. Хинджа, среднее течение рек Сиглан и Сивуч).

Melica nutans — нередко на пойменных злаково-разнотравных лугах и на закустаренных (вейниково-разнотравных) луговинах в пойменных лесах (реки Сиглан, Богурчан, Кулькуты, Бургаули, м. Плоский).

Carex middendorffii — изредка на осоково-сфагновых, осоково-кустарничково-моховых болотах (верховья рек Хинджи, Орохолинджи).

C. augustinowiczii — указывается для долины р. Антары, в ольховниках вдоль водотоков (Кожевников, Хохряков, 1976).

Maianthemum dilatatum — повсеместно в каменноберезняках, зарослях ольхового и кедрового стлаников, реже в пойменных лесах и разнотравно-папоротниковых лиственничниках.

Streptopus amplexifolius subsp. *papillatus* — очень редко в разнотравных склоновых каменноберезняках паркового типа (р. Антара, м. Скалистый, верховья р. Асаткан).

Iris laevigata — отмечался Я. Паалем (1991) на м. Плоский, нами там, одна-

ко, не найден. Был собран в устье р. Бургаули на сыром приморском травянистом лугу, а также в осоково-травянисто-сфагновом болотце в нескольких км выше устья, очень редок. (Данный вид был занесен в «Красную книгу СССР», но в более позднем издании — «Красной книге РСФСР» отсутствует).

Dactylorhiza aristata — в восточной части полуострова спорадически встречается по осоково-травянистым, осоково-моховым болотам на водораздельных участках и сырых лужайках.

Platanthera tipuloides — очень редко по осоково-травянистым и осоково-пушицево-сфагновым болотам на «центральном плато» в верховьях рек Кулькуты и Орохолинджи.

Listera cordata — редко в старых каменноберезняках, в основном разнотравно-папоротниковых (среднее течение р. Орохолинджи, верховья р. Богурчан).

Nymphaea tetragona — единственное местонахождение — одно из озер в Мелководненских тундрах.

Anemonidium dichotomum — вид, нередкий в нижнем течении рек Богурчан, Сиглан, более редкий на р. Сивуч, растет в пойменных разнотравно-злаковых лугах, в разреженных пойменных лиственничных, лиственнично-чозениевых разнотравно-кустарничково-злаковых лесах.

Anemonoides debilis — самый обычный вид в пойменных лесах и каменноберезняках, более редкий в стланиковых зарослях, образует ранневесенний аспект в лесах полуострова.

Clematis fusca — вид, известный ранее только из низовий р. Ямы; изредка по долинам рек Богурчан, Окурчан, обычен в долинах рек, впадающих в бух. Сиглан, встречается в лиственнично-чозениевых, тополево-чозениевых, сухих лиственничных пойменных лесах на злаково-разнотравных, лишайниково-разнотравных участках.

Cardamine pedata — спорадично по ручьям в гольцовом поясе, на луговинах в горных цирках (верховья рек Хинджи, Богурчан, Асаткан, ручья Гремучего).

Geum fauriei — изредка встречается в разнотравно-злаковых пойменных лесах вместе с обычным *G. aleppicum* (реки Кулькуты, Окурчан).

Caragana jubata — очень редко по приморским обрывам на участке побережья между мысами Восточный и Евреинова.

Magadania victoris — повсеместно в парковых каменноберезняках, разреженных зарослях кедрового стланика, нивальных луговинах и горных тундрах.

Cassiope lycopodioides — нередко по всему полуострову на гольцах и курумниках, в различных типах горных тундр.

Oxycoccus palustris — спорадически встречается вместе с мелкоплодной клюквой по осоково-сфагновым болотам и сфагновым лиственничным редколесьям (верховья рек Кулькуты, Орохолинджи, заболоченные участки по р. Сиглан).

Pennelianthus frutescens — обычен на всей территории полуострова на гольцах, каменистых приморских склонах и по галечникам.

Veronica humifusa — нередко по ручьям на всей территории полуострова, более обычно по ручьям в каменноберезняках и пойменных ольховниках на западе полуострова.

Senecio cannabifolius — обычен, повсеместно в каменноберезняках, высокотравных и разнотравно-злаковых лугах западнее р. Богурчан, значительно реже на реках Сигланского лимана и р. Окурчан.

Впервые для Охотии указываются.

Poa beringiana — изредка по нивальным луговинам, горным луговинным тундрам (верховья р. Богурчан, реки Сиглан, Сивуч, Аргаскич); редкий на Дальнем Востоке вид. Описан с Камчатки.

Elymus charkeviczii — изредка по галечникам в нижнем течении рек Кулькуты и Окурчан. Описан из Корякии.

Geum macrophillum subsp. *perincisum* — найден Н. С. Павловой и др.

Представленный в статье список сосудистых растений вряд ли можно считать исчерпывающим, так как пока остаются малоизученными некоторые труднодоступные районы полуострова, такие как западное побережье между мысами Таран и Алевина, южное побережье восточнее Сигланского лимана, водораздел рек Богурчан и Кедрач. На смежных с полуостровом территориях нередки виды, пока не встреченные в исследуемом районе, например отмеченные в верховьях р. Сиглан и ее притоков *Carex pediformis* C. A. Mey. s. l., *Populus tremula* L., *Acetosa lapponica* (Hiit.) Hult, *Orostachys spinosa* (L.) C. A. Mey.

Анализ флоры, рассмотрение вопросов флористического районирования и более полная характеристика растительности явятся предметом отдельной публикации.

Пользуемся случаем выразить нашу благодарность за помощь в определении гербарного материала Н. С. Пробатовой (*Poaceae*), А. Е. Кожевникову (*Carex*), А. К. Скворцову (*Salix*), П. Ю. Жмылеву (*Saxifraga*), Н. С. Павловой (*Astragalus*, *Oxytropis*), Н. Н. Цвелеву (*Taraxacum*), В. В. Петровскому (*Caryophyllaceae*); Б. А. Юрцеву — за критические замечания, которые были нам очень полезны при написании статьи; работникам муниципального предприятия «Ямское», Ольского лесничества Магаданского заповедника и сектора искусственного воспроизводства лососевых Магаданского отделения Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанологии — за помощь в проведении полевых работ на п-ове Кони.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баркалов В. Ю. Сем. *Asteraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб, 1992. Т. 6. 427 с.

Беркутенко А. Н. Редкие растения Магаданской области. Магадан, 1987. 74 с.

Беркутенко А. Н., Докучаева В. Б., Полежаев А. Н. Флора и растительность заповедника «Магаданский». Вып. 1. Североохотская часть. Магадан, 1989. 57 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Кищинский А. А. Птицы Колымского нагорья. М., 1968. 183 с.

Клюкин Н. К. Климат // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 101—132.

Кожевников Ю. П., Хохряков А. П. К флоре полуострова Кони // Флора и растительность Магаданской области. Владивосток, 1976. С. 53—63.

Колесников Б. П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 103 с.

Колесников Б. П. Геоботаническое районирование Дальнего Востока и закономерности размещения его растительных ресурсов // Вопр. географии Дальнего Востока. Сб. 6. Хабаровск, 1963. С. 158—182.

Кулаев А. П. Морфотектоника и палеогеография материкового побережья Охотского и Японского морей в антропогене. М., 1980. 175 с.

Мочалова О. А. Флора сосудистых растений острова Умара (Охотское море) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 65—75.

Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., 1981. 411 с.

Пааль Я. Список сосудистых растений // Лейто А., Мянд Р., Пааль Я. и др. Исследования экосистем полуострова Кони, Магаданский заповедник. Таллин, 1991. С. 24—40.

Павлова Н. С., Якубов В. В., Костерин О. Э. и др. Материалы к флоре Магаданского заповедника // Летопись природы Магаданского заповедника. Т. 7. (1989 г.). Магадан, 1990. С. 31—41.

Пармузин Ю. П. Северо-Восток и Камчатка. Очерк природы. М., 1967. 368 с.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количества анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982. 287 с.

Петелин Д. А. Сем. *Rubiaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб, 1991. Т. 5. С. 212—234.

Реутт А. Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М., 1970. С. 257—299.

Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968. 250 с.
Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.—СПб, 1985—1992. Т. 1—6.
Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 248 с.
Харкевич С. С. *Lycopodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985. Т. 1. С. 37—57.
Хохряков А. П. О некоторых флористических границах в Магаданской области // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Матер. симп. Владивосток, 1971. Т. 2. С. 159—164.
Хохряков А. П. Флора Магаданской области. М., 1985. 395 с.
Хохряков А. П. Анализ флоры Колымского нагорья. М., 1989. 152 с.
Цвелев Н. Н. Сем. *Polygonaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1989. Т. 4. С. 25—122.
Цвелев Н. Н. *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. Т. 5. С. 14—95.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 508 с.
Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.—Л., 1966. 94 с.
Юрцев Б. А. Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. Л., 1974. 159 с.

Институт биологических проблем Севера
ДВО РАН
Магадан

Получено 8 XI 1994

SUMMARY

The list of the vascular plants of Koni peninsula total area is given for the first time. This peninsula is situated in the northern part of the Okhotsk sea, its area is about 2700 square km. 525 species of vascular plants were discovered on the peninsula, among them 92 species were revealed for the first time for peninsula and 3 species — for Okhotia. There are 16 adventive species. The authors represent information on the collectors of plants and give description of environmental conditions. There are some commentaries on distribution and ecology of rare species.

УДК 581.522.5 : 582.475

В. И. Абражко, М. А. Абражко

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ВОДНОГО РЕЖИМА ВСХОДОВ ЕЛИ *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) В ЛЕСАХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ[1]

V. I. ABRAZHKO, M. A. ABRAZHKO. SOME FEATURES OF WATER RELATIONS OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) SEEDLINGS IN SOUTHERN TAIGA

Впервые приведены основные показатели водного режима 1—2-летних всходов ели *Picea abies* в коренных сообществах южной тайги. Главные его особенности обусловлены небольшими размерами елочек и слабым развитием их корневых систем, а также сильным средообразующим влиянием древостоев и растений нижних ярусов. В ряду ельников от высокопродуктивных к сфагновым условия влагообеспеченности и рост всходов улучшаются. В засушливые периоды всходы отмирают при водном потенциале почв −1.6—−2.4 МПа.

Известно, что ель европейская *Picea abies* (L.) Karsten обладает высокой семенной продуктивностью, что позволяет ей удерживать доминирующие позиции в лесных сообществах таежной зоны. В периодически повторяющиеся семенные годы под полог древостоев может поступать очень большое количество семян, часто исчисляемое несколькими миллионами на 1 га (Некрасова, 1955; Молчанов, 1967; Карпов, 1969; Пугачевский, 1992, и др.). Однако процессы сохранения всхожести, прорастания семян и начального развития всходов[2] являются наиболее слабым звеном в возобновлении ели. В силу различных причин до 80—90 % и более проростков зачастую погибает в тот же вегетационный период и в следующую зиму (Воронова, 1959; Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжэнь-бан, 1961; Yli-Vakkuri, 1961; Ющенкова, 1970; Карпов и др., 1983, и др.). Численность ювенильных особей сильно сокращается и в последующие 2—3 года. Этот важный начальный этап развития самосева остается еще недостаточно изученным с точки зрения выявления параметров экологических факторов и условий фитосреды, ограничивающих возобновительный процесс в сообществах различных типов.

Между тем в литературе неоднократно отмечалось, что наряду с температурой влага является главнейшим фактором, определяющим прорастание семян и жизненное состояние проростков (Aaltonen, 1942; Попов, 1957; Гортинский, 1964; Баранова, 1965; Иванова, 1969; Карпов, 1969; Злобин, 1977, и др.). При этом указывалось, что в лесах южной тайги температурные условия складываются относительно благоприятно, хотя, как правило, они очень редко достигают оптимальных значений (18—25 °С). В этих условиях режим увлажнения приобретает первостепенное значение, и зачастую именно от него зависит динамика численности и элиминации проростков, обладающих повышенной чувствительностью к дефициту влаги. Световой режим и условия минерального питания во

[1] На заключительном этапе работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 95-04-11307).

[2] В данной статье термины «всходы» и «сеянцы» приняты как синонимы, а термином «проростки» обозначены всходы первого периода вегетации (Серебряков, 1962).

время прорастания семян и на самом раннем этапе развития всходов существенной роли не играют. В этот период проростки очень теневыносливы и питаются в основном за счет запасов семени. С укоренением всходов и переходом их на автотрофный тип питания роль этих факторов и режимов фитосреды, от которых зависят жизненное состояние и выживаемость всходов, существенно возрастает. На первое место по своей значимости выступают различные формы конкурентных влияний эдифицирующих древостоев и растений нижних ярусов на всходы, что и определяет судьбу новых генераций ели.

К сожалению, сведения о водном режиме всходов ели в природных условиях довольно скудны, а иногда ограничены лишь визуальными наблюдениями. В связи с этим мы сделали попытку на основе фактического материала, накопленного в ходе многолетних наблюдений (1974—1994 гг.), проследить за нормами реакций всходов ели на условия увлажнения и показать важнейшие особенности водного режима этих всходов в коренных сообществах еловых лесов южной тайги.

Материал и методика

Полевые исследования осуществлялись в субклимаксовых сообществах ельников Центрально-лесного биосферного государственного заповедника (ЦЛБГЗ, Тверская обл.). Они представляют собой эколого-ценотический ряд и классифицируются как ельники липняково-ясменниковый (Piceetum tilioso-asperulosum), кисличный (P. oxalidosum), чернично-кисличный (P. myrtilloso-oxalidosum), сфагново-черничный (P. sphagnoso-myrtillosum), чернично-пушицево-сфагновый (P. myrtilloso-eriophoroso-sphagnosum). Фитоценозы этих типов наиболее широко представлены в структуре лесного покрова восточноевропейской тайги. По мере нарастания избыточного увлажнения в них упрощается структура и уменьшается видовое разнообразие, снижается продуктивность, изменяется характер возобновительного процесса. Детальная характеристика изученных сообществ приведена в ряде публикаций (Структура..., 1973; Факторы..., 1983; Пугачевский, 1992, и др.).

Водный режим всходов ели оценивали на основе сопряженного изучения их главных эколого-физиологических показателей, факторов фитоклимата, влагообеспеченности почв.

Интенсивность транспирации хвои[3] определяли методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950) с использованием торсионных весов ВТ-200. Водный потенциал хвои ($P_х$) и корней ($P_к$) измеряли компенсационным методом с помощью рефрактометра (Максимов, Петинов, 1948; Абражко, 1974). Для определения осмотического потенциала клеточного сока хвои ($P_о$) использовали криоскопический метод (Гусев, 1960). Водный дефицит охвоенных побегов определяли путем их насыщения дистиллированной водой в течение 1 сут и выражали в процентах от содержания воды в побегах после их насыщения (Stocker, 1929). О водоудерживающей способности сеянцев судили по потерям воды охвоенными побегами в стеклянных бюксах, помещенных в эксикаторы над концентрированным раствором хлористого магния, где устанавливается сравнительно низкая относительная влажность воздуха — около 33 %, что соответствует дефициту давления диффузии атмосферной влаги около 144 МПа. Для измерения водного потенциала почв ($P_п$) в диапазоне от 0 до −0.05 МПа использовали тензиометры. Величины более низких значений находили с помощью тарировочных кривых зависимости $P_п$ от влажности почвы, полученных криоскопическим и психрометрическим методами.

Для оценки некоторых норм реакций всходов на условия увлажнения и другие режимы фитосреды сообществ также определен фракционный состав их

[3] Имеются в виду семядоли и хвоя вместе.

биомассы. Для всходов 1-го года проанализировано по 100, а для всходов 2-го года — по 50 экз. в каждом типе сообществ. Для некоторых измерений пользовались бинокуляром МБС-1. Биомассу высушивали до абсолютно сухого состояния в сушильных шкафах при температуре 100—105 °С.

Всходы брали в наиболее характерных для каждого типа сообществ микростациях, где их выживаемость была наиболее высокой. В ельниках сфагново-черничном и чернично-пушицево-сфагновом эти местообитания представлены небольшими повышениями нанорельефа, занятыми в основном чернично-зеленомошной синузией часто с присутствием сфагновых мхов. В высокопродуктивных сообществах всходы отбирали, как правило, с небольших повышений, занятых изреженными кисличной и неморально-разнотравной синузиями. В сообществах всех типов частично использовали также всходы с валежа.

Результаты и их обсуждение

Леса ЦЛБГЗ произрастают в условиях повышенного атмосферного увлажнения. Среднегодовое количество осадков — около 700 мм, а гидротермический коэффициент равен 1.7—1.8. Но, как показали непосредственные наблюдения, амплитуда изменчивости метеофакторов и погодных условий района исследований весьма значительна, особенно осадков. Это обусловливает в изученных сообществах определенную неустойчивость влагообеспеченности растений, особенно со слабо развитой поверхностной корневой системой; к таким растениям относится прежде всего самосев ели.

За последние 30 лет (1965—1994 гг.) в еловых лесах ЦЛБГЗ вспышки возобновления разной интенсивности наблюдались в течение 11 лет. Сезонная и погодичная динамика численности всходов ели в изученных сообществах и анализ этого процесса детально обсуждены в ряде публикаций (Ахминова, Трескин, 1983; Карпов и др., 1983; Пугачевский, 1992, и др.). В годы повышенной семенной продуктивности с относительно благоприятными погодными условиями количество проростков в изученных фитоценозах превышало 2—3 млн на 1 га. Это наблюдалось, например, в 1974, 1979, 1981, 1990 гг. В годы с низким урожаем семян и неблагоприятными гидротермическими условиями количество всходов было минимальным, что отмечалось, например, в 1983, 1985 гг., и особенно в 1994 г., когда количество проростков во многих сообществах не достигало и 10 тыс. шт. на 1 га.

Повышенная чувствительность всходов ели к условиям фитосреды сообществ, в том числе и к режиму увлажнения, объясняется слабым развитием их вегетативных органов. Из-за очень небольших размеров всходы ели обладают низкой степенью освоения среды обитания и весьма слабой конкурентной способностью. Так, к концу 1-го года вегетации их абсолютно сухая масса составляет всего 9—26 мг, а к концу 2-го года — 22—87 мг. С улучшением почвенных условий в ряду изученных фитоценозов общая масса и размеры всходов заметно снижаются. Показательно, что с повышением уровня влагообеспеченности в ряду сообществ у елочек повышаются общая длина и масса корней, а также их процент в общей массе. Так, длина корней всходов ели в ельнике липняково-ясменниковом составила 8.5 см, а в ельнике чернично-пушицево-сфагновом — 31.7 см. При этом в первом сообществе доля фитомассы подземной части всходов была почти вдвое меньше, чем во втором (соответственно 22.1 и 42.8 %). Слабо развитые всходы в высокопродуктивных системах оказываются более чувствительными к менее благоприятным условиям почвенного увлажнения, чем елочки в сфагновых ельниках. У всходов 2-го года вегетации по сравнению с однолетними проростками несколько снижается процент массы корней от общей массы (18.3—36.7 %).

Влагообеспеченность всходов в изученных сообществах во многом связана с тем, что их корневая система ограничена самым верхним органогенным слоем

почвы. В ельниках неморальной и неморально-бореальной структур этот слой представлен подстилкой, а в заболоченных ельниках — в основном торфянистым слоем или сфагновым очесом. В сообществах всех типов корни всходов редко проникают в почву глубже 3—4 см. В сфагновых ельниках они достигают несколько большей глубины, чем в высокопродуктивных сообществах. В этом слое сконцентрирована и большая масса всасывающих корней деревьев, кустарничков и трав (Абражко, 1973), что часто создает напряженность во влагообеспеченности елового самосева.

Необходимо также отметить, что сообщества разных типов хорошо отличаются друг от друга по характеру нанорельефа, мозаике и площади слагающих их микростаций и синузий нижних ярусов. Это вызывает известную гетерогенность в режимах фитосреды, обусловливает неоднородность увлажнения почвенного субстрата, а в связи с этим и значительную пространственную дифференциацию всходов, их приуроченность к определенным местообитаниям в фитоценозах. В высокопродуктивных системах преобладают микростации со сложной синузиальной структурой и относительно неустойчивым увлажнением подстилки. В ельниках сфагновой группы основная площадь представлена выровненными участками со слабовыраженным нанорельефом, занятыми синузиями с высоким участием сфагновых мхов, среди которых доминирует *Sphagnum girgensohnii* Russ., и обладающими высокой и более стабильной влажностью субстрата.

Своеобразный режим увлажнения наблюдается на валеже, где процент выживания всходов ели самый высокий. Значительная часть валежа в изученных сообществах обычно покрыта зелеными мхами, среди которых доминируют *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch. et Gmb. В период дождей этот моховой покров способствует накоплению, удержанию влаги и равномерному промачиванию древесного субстрата. Ризоиды мхов обычно ограничены лишь поверхностью древесных остатков и фактически не являются конкурентами всходов в использовании запасов влаги. В сухие периоды мхи быстро пересыхают, однако их плотно сомкнутый покров в этих условиях служит определенной защитой от быстрого высыхания валежа, что и способствует улучшению водоснабжения всходов. Более благоприятны на валеже и условия освещенности (Старостина, 1973; Пугачевский, 1992). Однако влажность субстрата валежа обычно ниже, чем влажность верхнего слоя почвы выровненных участков и повышений, а корни всходов не могут глубоко проникать в слой слаборазложившейся древесины. С разложением валежа условия для влагообеспеченности и роста всходов ели заметно улучшаются.

Многолетние наблюдения (1968—1988 гг.) показывают, что влажность верхнего слоя почвы в изученных сообществах в целом достаточно высока (рис. 1). В высокопродуктивных ельниках средние значения влажности подстилки в начале вегетационного периода были обычно не ниже 300—450 %. Значительно более высокой влажностью верхнего слоя (0—5 см) характеризуется ельник сфагново-черничный, а в ельнике чернично-пушицево-сфагновом влажность сфагнового очеса была всегда еще выше. Такая влажность заметно превышает те минимальные значения, при которых происходят прорастание семян и развитие проростков ели. Как экспериментально установлено Г. Б. Гортинским (1964), наименьшая влажность подстилки, необходимая для прорастания семян, составляет 240 % (30 % от полной влагоемкости). Эта влажность соответствует довольно высокому значению $P_п$ — около −0.01 МПа. Лучшее же прорастание семян, по мнению Л. В. Попова (1957), происходит при влажности подстилки, составляющей 53 % от полной влагоемкости.

В сезоны с благоприятным гидротермическим режимом проростки обычно начинают появляться в конце мая—начале июня в фитоценозах всех типов. Но в силу лучших увлажненности и прогреваемости верхнего слоя почвы в сфагновых ельниках интенсивность появления проростков несколько выше, а рост

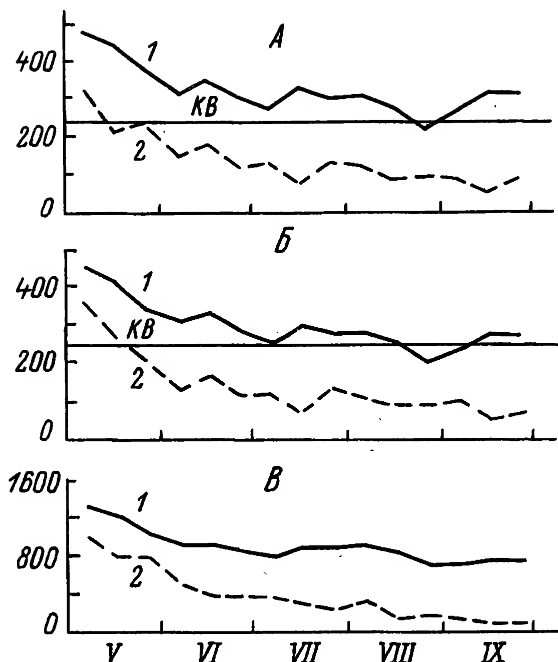


Рис. 1. Сезонная динамика влажности верхнего слоя почвы в ельниках по средним многолетним данным за 1968—1988 гг.

Ельники: *А* — липняково-ясменниковый (0—4 см); *Б* — чернично-кисличный (0—6 см); *В* — сфагново-черничный (0—5 см). *1* — средние значения; *2* — наименьшие значения. Горизонтальная линия (*КВ*) — критическая влажность для прорастания семян ели (240 %). По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — влажность (% от абсолютно сухой массы; по декадам).

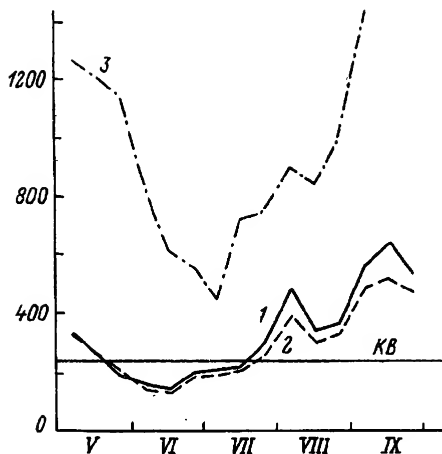
лучше, чем в сообществах высокопродуктивных систем. Однако К. Ф. Старостина (1973) наблюдала и обратную картину.

Вследствие неравномерности выпадения осадков благоприятные условия почвенного увлажнения наблюдаются далеко не всегда. Судя по наименьшей влажности верхнего слоя почвы (рис. 1), необходимые условия для прорастания семян (выше 240 %) могут сложиться лишь в первой половине мая. Но в этот период прорастание семян ели замедляется из-за низкой температуры поверхности почвы, поскольку нижняя граница для этого процесса составляет 9—11 °С (Гортинский, 1964; Иванова, 1969, и др.). В дальнейшем влажность верхнего почвенного слоя в отдельные годы может сильно колебаться. Коэффициент вариации величин влажности этого слоя для изученных сообществ в многолетней динамике достигал 44—53 % при средней величине 33—40 %. Это свидетельствует о значительных колебаниях условий влагообеспеченности при прорастании семян и неустойчивости водоснабжения проростков. Влажность подстилки ниже критической величины в высокопродуктивных сообществах фактически может наблюдаться уже во второй половине мая. Прорастание семян в этих условиях происходит часто лишь в короткие интервалы во время выпадения дождей и после них. В результате не только увеличивается период прорастания семян, но и уменьшается численность проростков за счет снижения всхожести семян, повреждения их болезнями, поедания фитофагами.

Влажность торфяного слоя в сфагновых ельниках была всегда значительно выше влажности подстилки в высокопродуктивных сообществах, что при относительно благоприятных температурных условиях обеспечивало более раннее и интенсивное появление здесь проростков и их лучший рост. Так, вследствие недостаточного атмосферного увлажнения и высыхания верхнего слоя почвы в

Рис. 2. Сезонная динамика влажности верхнего слоя почвы в ельниках в 1993 г.

Ельники: *1* — липняково-ясменниковый (0—4 см); *2* — чернично-кисличный (0—6 см); *3* — сфагново-черничный (0—5 см). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



мае—июне 1993 г. в ельниках липняково-ясменниковом, кисличном и чернично-кисличном наблюдалась задержка прорастания семян и появления проростков. Влажность подстилки была ниже критического уровня и снижалась до 130—140 % (рис. 2), а самого верхнего слоя (0—1 см) — до 30—35 %, что наблюдалось даже весной. В то же время эти погодные условия мало повлияли на прорастание семян в ельнике сфагново-черничном, где проростки начали появляться уже в конце мая—начале июня. Обильное появление всходов в этих сообществах было приурочено, как всегда, к пушицево-сфагновой, чернично-сфагновой и сфагновой синузиям, занимающим выровненные и пониженные элементы нанорельефа. Влажность сфагнового очеса здесь была не ниже 440 %. В чернично-зеленомошной синузии, занимающей более сухие повышения нанорельефа, и на валеже проростков было мало и появились они, как и в высокопродуктивных системах, гораздо позже, когда влажность подстилки стала достаточной для прорастания семян, что наблюдалось в конце июля—начале августа. В связи в этим следует указать на большое косвенное влияние дефицита влаги на выживаемость всходов. Из-за позднего появления проростков значительно сокращается период их вегетации, не успевает завершиться нормальный цикл их развития, а стволики не могут одревеснеть, и поэтому в первую же зиму всходы гибнут (Карпов и др., 1983; Старостина, 1988; Пугачевский, 1992).

О важности водоснабжения для роста и развития всходов свидетельствуют и наблюдения А. В. Пугачевского (1992), который отмечал, что в чернично-зеленомошной микрогруппировке ельника чернично-пушицево-сфагнового доля проростков, у которых образовался побег, в 1.5—1.9 раза меньше, а масса на 13—25 % ниже, чем в синузиях сфагновых мхов.

Основные показатели водного режима всходов первого и второго сезонов вегетации (табл. 1 и 2) получены в периоды высокой влагообеспеченности, когда влага в верхнем слое почв находилась в легкодоступном состоянии. Значение $P_п$ подстилки в высокопродуктивных сообществах не было ниже −0.05 МПа, а величины $P_п$ торфяного слоя в сфагновых ельниках была выше −0.03 МПа.

В условиях достаточной влагообеспеченности интенсивность транспирации всходов 1-го года (проростков) (табл. 1) сравнительно невысока. Некоторому снижению транспирации способствует то обстоятельство, что надземная часть всходов располагается в самом приземном слое, характеризующемся повышенной влажностью воздуха, пониженной скоростью ветра, низкой освещенностью. Среднедневные величины интенсивности транспирации составляют 133—175 мг/г · ч, хотя иногда в полдень она может достигать 300 мг/г · ч и более. Для сравнения отметим, что у таких корнеподстилочных бореальных видов трав, как *Oxalis acetosella* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Luzula pilosa* (L.) Willd., произрастающих в тех же условиях увлажнения, среднедневная интенсивность транспирации несколько ниже и составляет 70—160 мг/г · ч (Абражко, 1983). Повышенная транспирация хвои (семядолей) отчасти объясняется низкой водоудерживающей способностью про-

ТАБЛИЦА 1

Показатели водного режима всходов ели в 1-й год вегетации в условиях достаточного увлажнения

Тип ельника	Среднедневная интенсивность транспирации хвои, мг/г·ч		Водный дефицит, %		Содержание воды, %		Потеря воды в эксикаторе над раствором $MgCl_2$ за 3 ч, %		Осмотический потенциал клеточного сока, МПа		Водный потенциал хвои, МПа		Водный потенциал корней, МПа	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Липняково-ясменниковый	175±17 / 120–211	4	7.5±0.83 / 3.7–10.2	7	80.4±0.63 / 84.7–76.2	18	15.9±1.24 / 10.9–19.8	6	1.35±0.07 / 1.04–1.53	7	0.65±0.09 / 0.40–0.85	5	0.23±0.04 / 0.16–0.33	4
Кисличный	154±22 / 95–193	4	7.2±0.91 / 3.0–10.9	6	79.6±0.66 / 84.3–75.5	16	15.7±1.19 / 11.2–19.4	6	1.40±0.07 / 1.07–1.58	7	0.64±0.08 / 0.45–0.80	4	0.21±0.06 / 0.11–0.35	4
Чернично-кисличный	137±11 / 108–174	5	7.7±0.90 / 3.2–10.4	8	79.0±0.69 / 83.9–74.7	18	15.0±1.30 / 10.4–18.7	6	1.43±0.06 / 1.12–1.61	9	0.75±0.09 / 0.50–0.98	5	0.27±0.06 / 0.14–0.42	5
Сфагново-черничный	162±17 / 117–226	5	6.5±0.71 / 2.3–9.5	9	74.7±0.84 / 81.3–68.8	21	13.6±1.11 / 9.0–17.4	7	1.53±0.06 / 1.24–1.79	9	0.73±0.06 / 0.50–0.88	6	0.18±0.03 / 0.11–0.28	5
Чернично-пушицево-сфагновый	133±19 / 104–185	4	5.5±0.67 / 2.8–8.2	6	71.3±0.89 / 79.4–67.0	16	12.0±1.32 / 7.9–16.1	5	1.66±0.06 / 1.41–1.85	7	0.79±0.07 / 0.55–0.95	5	0.15±0.03 / 0.09–0.24	4

Примечание. Над чертой — средняя величина, под чертой — диапазон отклонений, n — количество дней определений.

ростков. При относительно низкой влажности воздуха (33 %) они теряют за 3 ч до 20 % своего водного запаса, а за 1 сут эти потери достигают сублетальных и летальных значений (53—62 %). Такие величины заметно выше, чем у тех же бореальных видов, и почти в 4 раза больше, чем у побегов взрослых деревьев ели.

Сравнительно низкая водоудерживающая способность всходов 1-го года сочетается с высокой оводненностью семядолей и хвои — в среднем 71—80 %. Эти величины близки к содержанию воды в листьях трав изученных сообществ и на 5—12 % выше оводненности однолетней хвои взрослых деревьев.

Водный дефицит у проростков характеризуется сравнительно невысокими средними значениями (5.5—7.5 %), но он несколько выше, чем в такие же периоды у трав (3—6 %), и ниже, чем в однолетних побегах у взрослых деревьев (9—11 %).

Осмотический потенциал хвои с учетом ее повышенной оводненности относительно высок и составляет в среднем 1.35—1.66 МПа. В целом P_o у всходов ели несколько выше, чем у произрастающих совместно с ними трав. Интересно, что даже при высокой влагообеспеченности уже к концу первого сезона вегетации P_o у всходов может достигать значительных величин, превышающих порой 1.6—1.8 МПа и иногда соответствующих P_o однолетней хвои деревьев.

Водный потенциал семядолей и хвои относительно невысок — около 0.6—0.8 МПа. Величины P_x значительно ниже значений P_o, что свидетельствует о вполне благоприятном водном балансе всходов.

В условиях достаточной влагообеспеченности корни, имеющие небольшие размеры, характеризуются заметно пониженным водным потенциалом — 0.09—0.42 МПа. В условиях неустой-

ТАБЛИЦА 2

Показатели водного режима всходов ели на 2-й год вегетации в условиях достаточного увлажнения

Тип ельника	Среднедневная интенсивность транспирации хвои, мг/г·ч		Водный дефицит, %		Содержание воды, %		Потеря воды в эксикаторе над раствором $MgCl_2$ за 3 ч, %		Осмотический потенциал клеточного сока, МПа		Водный потенциал хвои, МПа	
	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n	$M \pm m$	n
Липняково-ясменниковый	172±14 137–196	4	8.5±0.71 5.8–10.5	8	68.1±0.66 64.0–71.7	17	17.3±1.10 13.7–19.6	6	1.69±0.02 1.62–1.78	7	0.88±0.06 0.70–1.04	5
Кисличный	186±21 128–219	4	7.6±0.77 3.7–10.2	8	67.8±0.68 64.1–71.5	16	17.4±1.16 12.8–20.2	6	1.71±0.02 1.67–1.79	6	0.83±0.06 0.65–0.98	4
Чернично-кисличный	153±13 116–182	5	8.3±0.73 5.2–11.7	9	67.7±0.65 63.9–71.0	18	16.7±1.13 12.5–18.8	7	1.71±0.03 1.64–1.80	8	0.93±0.07 0.76–1.15	5
Сфагново-черничный	177±17 129–238	6	7.4±0.52 4.1–9.8	10	67.4±0.55 63.5–70.9	20	15.5±0.92 12.0–19.1	8	1.74±0.02 1.68–1.80	8	0.78±0.06 0.64–0.97	6
Чернично-пушицево-сфагновый	144±24 88–190	4	7.0±0.55 4.3–8.5	7	66.9±0.60 63.2–70.1	16	10.8±1.07 7.7–14.4	6	1.76±0.03 1.71–1.88	6	0.82±0.07 0.65–1.05	5

Примечание. Над чертой — средняя величина, под чертой — диапазон отклонений, n — количество дней определений.

чивого увлажнения и повышенной корневой конкуренции деревьев, кустарничков и трав неспособность всходов достигать достаточно высокого $P_к$ представляет постоянную опасность нарушения водопотребления, а зачастую и создает реальную угрозу их элиминации.

Анализируя показатели водного режима всходов 1-го года (табл. 1), нетрудно заметить основные закономерности. Во-первых, величины многих характеристик изменяются в широком диапазоне, что отражает сезонную динамику развития проростков. Так, оводненность семядолей и хвои постепенно снижается, а водоудерживающая способность и $P_о$ увеличиваются от начала появления проростков к концу периода вегетации. На величину других показателей большое косвенное влияние оказывают факторы, регулирующие интенсивность водного обмена и расход влаги на транспирацию (температура и влажность воздуха, освещенность, увлажненность подстилки и др.). Эти факторы весьма изменчивы как в сезонной, так и в погодичной динамике, чем и определяются колебания величин транспирации, водного дефицита, $P_х$ и $P_к$. В целом, однако, можно отметить в основном хорошо выраженную тенденцию к снижению интенсивности транспирации к концу вегетационного периода. Во-вторых, обнаруживаются довольно четкие различия в нормах реакции проростков на режимы фитосреды сообществ. С увеличением избыточного увлажнения и снижением богатства почв в ряду ельников у всходов уменьшается оводненность, а водоудерживающая способность и $P_о$, наоборот, возрастают. Менее ясна закономерность в снижении водного дефицита и $P_к$, что объясняется отчасти и недостаточным количеством одновременных определений.

Приведенные характеристики показывают, что не все различия в водном режиме проростков в изученных сообществах можно объяснить только условиями увлажнения. Так, например, вполне объяснимо снижение водного дефицита и $P_к$ у всходов в сообществах с повышенной влажностью. Однако в то же время, как ни парадоксально, с увеличением влажности субстрата в ряду сообществ оводненность хвои у всходов заметно снижается, а водоудерживающая способность и P_0 возрастают. Это может быть связано с более поздним появлением и меньшим возрастом проростков в высокопродуктивных сообществах, а также с несколько худшими условиями освещенности по сравнению с таковыми в сфагновых ельниках. Более молодые растения лучше оводнены, а их водоудерживающая способность и P_0 соответственно понижены, что хорошо прослеживается в сезонной динамике этих показателей у всходов во всех сообществах. Очевидно, что характеристики водного режима косвенно связаны и отражают и другие особенности фитосреды ценозов (условия минерального питания, аэрацию, световой режим и др.). Возможно, что на развитие проростков в начальной фазе в определенной степени влияет и качество семян, различающееся в зависимости от типов сообществ.

В связи с неустойчивым режимом увлажнения в отдельные годы проростки могут испытывать и затруднения в водоснабжении. Такая ситуация возникла, например, в высокопродуктивных сообществах в августе 1981 г., когда подстилка иссушилась до 100—120 %. Водный дефицит у более чем 2-месячных всходов возрос до 15—18 %. При этом различия в глубине и мощности развития корней имели решающее значение для проростков при переживании ими критических условий недостатка влаги. Так, отдельные плохо укоренившиеся и слабо развитые проростки, многие из которых появились позднее других, погибали, но основная их часть в изреженных травяно-кустарничковых микрогруппировках сохранилась. Оказывается, минимальный уровень увлажненности подстилки (240 %), необходимый для прорастания семян и роста проростков в начальной фазе их развития, уже не является критическим в последующий период их роста, когда они укоренились и перешли на автотрофный тип питания и водоснабжения. Засухоустойчивость проростков заметно повысилась. Большинство из них благополучно перенесли заметное иссушение подстилки, $P_п$ которой достигал −0.8—−0.9 МПа.

Как показали опыты В. Г. Карпова (1969), выживаемость проростков ели уже с 2—3-недельного возраста зависела от условий освещенности. В густых и сомкнутых травяно-кустарничковых синузиях ельников кислично-щитовникового и кислично-черничного освещенность уменьшалась до 0.4—1.1 % от таковой открытого места, что значительно ниже величины компенсационного пункта ели, составляющей 1.7—2.0 % (Tranquillini, 1960). Это и явилось основной причиной массовой гибели всходов при достаточной влажности подстилки — 260—320 %.

Экспериментальным подтверждением положения о важности светового режима в развитии всходов ели служат исследования К. Ф. Старостиной (1988), установившей, что во всех синузиях трав в ельнике кислично-щитовниковом фотосинтез у 1.5-месячных проростков ели в значительной степени подавлен. В некоторых синузиях, где освещенность снижалась до 1—1.5 % от таковой открытого места, продуктивность фотосинтеза всходов имела отрицательные значения. Очевидно, что из-за недостаточной обеспеченности лучистой энергией у всходов нарушался положительный баланс органических веществ, несмотря на достаточную влагообеспеченность.

Большую роль в элиминации проростков в ельниках неморальной и неморально-бореальной структур играет опад лиственных пород, кустарников и трав. Многие проростки в период осеннего листопада покрываются слоем листьев, а зимой — снегом, придавливаются ими и в большинстве своем гибнут.

Несколько иные механизмы элиминации всходов ели наблюдаются в сфаг-

новых ельниках. Если на начальной стадии прорастания семян и развития проростков в сфагновых и политриховых синузиях складываются благоприятные условия, то в последующие 1—2 года всходы сильно отстают от мхов в росте в высоту, зарастают ими, практически лишаются доступа света и погибают (Ахминова, Трескин, 1983). К этому следует добавить, что в периоды повышенного увлажнения у всходов, произрастающих среди сфагновых мхов, часто происходят побурение и отмирание корневых окончаний, что также способствует их ослаблению и элиминации. Лучшая выживаемость всходов в этих сообществах отмечается в чернично-зеленомошных микрогруппировках и на валеже (Пугачевский, 1992), однако в менее благоприятных условиях увлажненности субстрата.

В связи с развитием корневых систем и освоением ими почвенного пространства водоснабжение сеянцев во 2-й год несколько улучшается. Различия показателей водного режима 2-летних всходов (табл. 2) и проростков (табл. 1) невелики. Следует иметь в виду, что эти характеристики получены в несколько иных, хотя и сходных условиях следующих вегетационных сезонов, порой отличающихся от предыдущих.

У сохранившихся всходов 2-го года жизни несколько увеличиваются P_o, P_x, водный дефицит, снижаются оводненность и водоудерживающая способность побегов (за исключением ельника чернично-пушицево-сфагнового). Это связано прежде всего со старением прошлогодней хвои и семядолей. Различия оводненности побегов и P_o у 2-летних сеянцев, произрастающих в сообществах разных типов, и у проростков заметно сглаживаются. Интенсивность транспирации в целом остается на том же уровне. Высокая вариабельность этого показателя в связи с колебаниями напряженности факторов фитоклимата не позволяет сделать каких-либо определенных выводов. Однако как у проростков, так и у всходов 2-го года отмечается слабо выраженная тенденция к некоторому понижению транспирации в ельнике чернично-пушицево-сфагновом по сравнению с сообществами других типов. Для более определенных заключений в отношении как транспирации, так и других показателей водного режима всходов, конечно, необходимы одновременные наблюдения в изучаемых сообществах.

Условия влагообеспеченности сеянцев 2-го года также сильно дифференцированы и по-прежнему отражают мозаичность почвенного увлажнения различных микростаций. Естественно, что повышения в нанорельефе пересыхают сильнее, поэтому сохранившиеся здесь всходы часто испытывают затруднения в водоснабжении даже в обычные периоды, когда влажность почвы основных местоположений остается еще высокой. Так, например, в июне 1994 г. в ельнике сфагново-черничном влажность верхнего слоя почвы (0—5 см) хорошо выраженных повышений 40—45 см, в том числе и валежа, снизилась до 50—55 %, в то время как влажность слабых повышений (12—15 см) составляла около 620 %. Это привело к тому, что у всходов 2-го года, произрастающих на валеже, интенсивность транспирации хвои уменьшилась до крайне низких величин и была ниже почти в 6 раз по сравнению с таковой у елочек, находящихся в условиях достаточного почвенного увлажнения (рис. 3). Водный дефицит в первом случае достигал в полдень 18.8 % и был более чем в 2 раза выше, чем у всходов, произрастающих на слабых повышениях (8.8 %).

Литературные сведения и результаты наших наблюдений показывают, что в коренных сообществах еловых лесов в отдельные периоды низкого атмосферного увлажнения вследствие физического испарения и интенсивного потребления влаги большой массой корней деревьев и растений нижних ярусов водные запасы верхнего слоя почвы могут истощаться до критически низких величин. Часто это является главной причиной массовой гибели проростков и ювенильных елочек (Тимофеев, 1939; Трофимов, 1949; Карпов, 1969; Абражко, 1988, и др.). Так, во время засухи в еловых лесах подстилка может иссушаться до 50—55 %, а верхний слой микроповышений еще сильнее — до 30—35 %. Эти величины

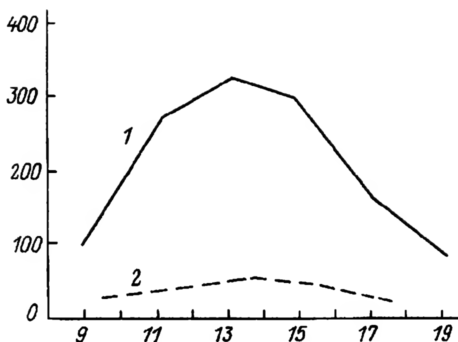


Рис. 3. Дневной ход интенсивности транспирации хвои 2-летних всходов ели в ельнике сфагново-черничном в ясный день 26 июля 1994 г.

Всходы в условиях: *1* — высокой влажности почвы (620%); *2* — сухих повышений (50—55 %). По оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — интенсивность транспирации, мг/г сырой хвои в 1 ч.

заметно ниже величин влажности завядания, определенных И. С. Васильевым (1950) методом проростков для почв изученных сообществ. Так, для подстилки сложных ельников влажность завядания составила 64 %. По данным Карпова (1969), этот показатель для лесных злаков составил около 75 %.

Ю. Г. Богатырев и И. Н. Васильева (1986) опытным путем установили, что транспирация у 3-летних сеянцев ели отставала от возможной уже при $P_п$, равном −0.1—−0.2 МПа, а рост в высоту приостанавливался при −0.1—−0.5 МПа. Погибали сеянцы при $P_п$ около −5 МПа. Но для опытов авторы использовали пахотный слой среднесуглинистой почвы, а не подстилку из елового леса, где произрастает самосев ели. Тем не менее результаты их эксперимента, несомненно, интересны своей фактической основой, позволяющей оценить нормы реакций ювенильных особей ели на различные условия влагообеспеченности и водный стресс.

Такие низкие летальные величины $P_п$ для всходов ели в изученных сообществах нами не наблюдались. Однако гибель всходов в засушливые периоды происходила, но при более высоких значениях $P_п$. В дополнение к наблюдениям в природной обстановке нами были выполнены и некоторые эксперименты по определению сублетальных значений $P_п$ всходов. Для этих целей использовались почвенные монолиты с сеянцами, взятые в разное время непосредственно в изученных сообществах и помещенные в условия полной изоляции от атмосферных осадков для постепенного подсыхания. Освещенность всходов была близка к их освещенности до опыта, но значительно выше критического уровня, что не могло служить причиной их отмирания от недостатка света. О повреждении сеянцев судили по началу побурения и отмирания хвои текущего года. О наступлении летального состояния всходов судили по результатам полива, после которого они уже не могли восстановить свою жизнеспособность.

Наблюдения показали, что точно определить момент отмирания всходов довольно сложно. Это же отмечали в своей работе Богатырев и Васильева (1986). Степень нарушения водного баланса и отмирание сеянцев зависели от их возраста, физиологического состояния, размеров и глубины корневых систем, величины иссушения почвы, характера и продолжительности сухого периода и пр. Обнаружилась очень высокая индивидуальная изменчивость норм реакций всходов на критические условия увлажнения. Сеянцы, произрастающие совместно и внешне не различающиеся, часто усыхали при очень широком диапазоне $P_п$. Кроме того, как показали опыты в разные годы, момент отмирания всходов зависел не только от величины $P_п$, но и от напряженности факторов фитоклимата, определяющей скорость потерь всходами воды на транспирацию, а также от продолжительности засушливого периода. При более медленном иссушении почвы всходы отмирали при более высоком $P_п$. Это связано, по-видимому, с более продолжительным периодом высыхания хвои, когда потребление воды из почвы уже сильно замедлено. У некоторых всходов, выдержавших высокий дефицит почвенной влаги, но не обнаруживших сублетальных признаков в конце текущего сезона, верхние охвоенные части побегов отмирали весной

следующего года уже при более благоприятных условиях увлажнения. Это, по-видимому, явилось следствием ранее перенесенного водного стресса.

Наблюдения в природных условиях и экспериментальные данные показали, что чувствительность проростков к дефициту почвенной влаги заметно снижается с их возрастом. Основная масса как вполне сформировавшихся однолетних всходов, так и елочек 2-го года в изученных сообществах погибала при $P_п$ −1.6—−2.4 МПа, но некоторые всходы сохраняли жизнеспособность при более низком $P_п$. Указанные критические величины оказались несколько ниже величины влажности завядания, соответствующей −1.5 МПа и часто используемой в качестве условного критерия недоступности почвенной влаги для многих видов растений. Принимая это во внимание и учитывая слабое развитие и очень небольшие размеры всходов ели, можно говорить об их относительно высокой устойчивости к дефициту почвенной влаги в условиях коренных фитоценозов еловых лесов.

Выводы

Основные особенности водного режима всходов ели в субклимаксовых сообществах еловых лесов обусловлены тем, что эти всходы имеют очень небольшие размеры, а их слабо развитая корневая система расположена в самом верхнем слое почвы с весьма неустойчивым режимом увлажнения и повышенной корневой конкуренцией деревьев и растений нижних ярусов.

Для прорастания семян и развития проростков в начальной фазе необходима высокая влажность почвы. Такие благоприятные условия в коренных еловых лесах наблюдаются не всегда, что вызывает задержку в прорастании семян, уменьшение числа всходов, а иногда и гибель проростков. С укоренением сеянцев и переходом на самостоятельное питание и водоснабжение их чувствительность к дефициту почвенной влаги существенно снижается. Значения характеристик водного режима всходов изменяются в широком диапазоне, что является отражением сезонной и погодичной динамики напряженности факторов фитоклимата и условий почвенного увлажнения.

С повышением увлажненности и снижением богатства почв в ряду изученных ельников оводненность проростков уменьшается, а водоудерживающая способность и $P_о$ увеличиваются. Различия в показателях водного режима всходов сравнительно невелики, причем у проростков они выше, чем у сеянцев 2-го года. Повышенный уровень почвенной влагообеспеченности наряду с большими размерами корневых систем у елочек в сфагновых ельниках явно свидетельствует об их лучшем и более стабильном водном режиме по сравнению с таковым всходов, произрастающих в высокопродуктивных сообществах, у которых и чувствительность к дефициту почвенной влаги, естественно, возрастает. Выясняется, что многие характеристики водного режима всходов определяются не только условиями почвенного увлажнения, но и комплексом других факторов фитосреды сообществ. По своей величине они близки к соответствующим показателям корнеподстилочных бореальных видов, произрастающих в этих же сообществах.

В преобладающие периоды достаточного почвенного увлажнения влагообеспеченность елового самосева складывается благоприятно, о чем свидетельствуют и показатели водного режима всходов, находящиеся в диапазоне оптимальных значений. Однако в коренных сообществах еловых лесов наблюдаются и засушливые периоды. Степень нарушения водного баланса и отмирание сеянцев в этих условиях зависят от их возраста, физиологического состояния, величины иссушения корнеобитаемого слоя, напряженности и продолжительности засухи и пр. В высокопродуктивных сообществах условия водного стресса складываются более напряженно, чем в сфагновых ельниках. Основная масса сформировавшихся 1—2-летних всходов отмирает при значениях $P_п$, равных −1.6—−2.4 МПа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абражко В. И. Методика определения сосущей силы корней деревьев в полевых условиях // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 4. С. 529—534.

Абражко В. И. Особенности водного режима кустарничков и трав // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 256—264.

Абражко В. И. Водный стресс в сообществах еловых лесов центральной части Русской равнины // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 563—573.

Абражко М. А. Закономерности распределения и фракционный состав биомассы подземных частей // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 109—117.

Ахминова М. П., Трескин П. П. Динамика численности и рост новых генераций ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 167—179.

Баранова В. П. Влияние различий влажности почвы на прорастание семян и развитие сеянцев сосны и ели // Сб. трудов по лесному хозяйству ВНИИЛМ. М., 1965. Вып. 50. С. 120—134.

Богатырев Ю. Г., Васильева И. Н. Роль водного режима в напряженности жизненных процессов саженцев ели европейской // Лесоведение. 1986. № 2. С. 76—80.

Васильев И. С. Водный режим подзолистых почв // Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева. 1950. Т. 32. С. 74—296.

Воронова В. С. Естественное возобновление под пологом еловых лесов // Тр. Карельского фил. АН СССР. 1959. Вып. 16. С. 30—37.

Гортинский Г. Б. О факторах, ограничивающих прорастание семян и рост проростков ели *Picea excelsa* Link в лесах южной тайги // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 10. С. 1389—1401.

Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., 1960. 61 с.

Злобин Ю. А. Экология прорастания семян сосны обыкновенной и ели европейской // Экология. 1977. № 1. С. 40—45.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 2. С. 171—185.

Иванова Г. М. О влиянии температурного и светового режимов лесных биогеоценозов на прорастание семян ели и некоторых видов таежных трав // Экспериментальное изучение биогеоценозов тайги. Л., 1969. С. 50—67.

Карпов В. Г. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., 1969. 336 с.

Карпов В. Г., Пугачевский А. В., Трескин П. П. Возрастная структура популяции и динамика численности ели // Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л., 1983. С. 35—62.

Ли Уэнь-хуа, Сюй Чжэнь-бан. О возобновлении ели в некоторых типах еловых лесов южной тайги европейской части СССР // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 2. С. 279—286.

Максимов Н. А., Петинов Н. С. Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра // ДАН СССР. 1948. Т. 62. Вып. 4. С. 537—540.

Молчанов А. А. География плодоношения главнейших древесных пород в СССР. М., 1967. 103 с.

Некрасова Т. П. Естественное возобновление ели на Кольском Севере // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 3. С. 419—426.

Попов Л. В. О влиянии влажности субстрата на всхожесть семян сосны и ели // Тр. Восточно-Сибирского фил. АН СССР. 1957. Вып. 5. С. 116—121.

Пугачевский А. В. Ценопопуляции ели: структура, динамика, факторы регуляции. Минск, 1992. 204 с.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.

Старостина К. Ф. Роль синузий нижних ярусов в регуляции возобновительного процесса ели // Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги. Л., 1973. С. 246—255.

Старостина К. Ф. Фотосинтез всходов *Picea abies* (*Pinaceae*) в ельнике кисличново-щитовниковом // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1146—1151.

Структура и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л., 1973. 312 с.

Тимофеев В. П. Отмирание ели в связи с недостатком влаги // Лесное хоз-во. 1939. № 9. С. 6—15.

Трофимов Т. Т. Влияние засушливого лета 1938 и 1939 гг. и суровой зимы 1939/40 г. на некоторые виды растений // Научно-методические записи. М., 1949. Вып. 12. С. 223—247.

Факторы регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л., 1983. 318 с.

Ющенкова Л. Н. Влияние трав и кустарничков на прорастание семян и выживаемость всходов ели в сообществах южной тайги // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 5. С. 723—728.

Aaltonen V. T. Einige Vegetationsversuche mit Baumpflanzen // Acta forest. Fenn. 1942. Vol. 50. N 6. P. 1—33.

Stocker O. Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen // Planta. 1929. Bd 7. S. 382—387.

Tranquillini W. Das Lichtklima wichtiger Pflanzengesellschaften // Handb. Pflanzenphys. Berlin. 1960. Bd 5. H. 2. S. 336—338.

Yli-Vakkuri P. Experimental studies on the emergence and initial development of tree seedlings in spruce and pine stands // Acta forest. Fenn. 1961. Vol. 73. P. 1—122.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 V 1995

SUMMARY

The main characteristics of water relations of 1—2 year old *Picea abies* seedlings in primary forest communities of southern taiga are presented. The main factors and regimes of phytoenvironment that influence waterbalance of the spruce seedlings are discussed. The causes and mechanisms of seedlings elimination in dry and wet years are considered.

СООБЩЕНИЯ

УДК 001.04 : 58

С. Г. Жилин

О НЕКОТОРЫХ НАСУЩНЫХ ПРОБЛЕМАХ НОМЕНКЛАТУРЫ РАСТЕНИЙ

S. G. ZHILIN. ON THE URGENT PROBLEMS OF THE PLANT NOMENCLATURE

В статье, посвященной светлой памяти Сергея Кирилловича Черепанова (1921—1995), рассмотрены некоторые вопросы ботанической номенклатуры, к разрешению которых он имел непосредственное отношение. Иногда статья носит мемуарный характер, особенно в тех местах, где автор стремился показать преданность С. К. делу «службы флоры СССР», которое он добровольно возложил на свои плечи. В течение более 30 лет С. К. проводил слежение за новыми или пропущенными таксонами, опубликованными после выхода соответствующих томов «Флоры СССР», а также за правильностью таксономических превращений. С. К. был рекордером на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 1975 г.), т. е. осуществлял слежение за правильностью номенклатурной процедуры. Он настороженно встретил новшество в ботанической номенклатуре — предложение о введении понятия nomen protectum, которое перед XV Конгрессом в Иокогаме (1993 г.) было внесено для применения к родам растений, включенным в «Списки названий текущего использования», в спешном порядке подготовленные к Конгрессу. Эти предложения не были приняты Иокогамским конгрессом.

С. К. Черепанов в последние годы жизни как бы олицетворял собой ботаническую номенклатуру в СССР — России. Крупные таксономисты 1930—1940 годов не придавали того большого значения номенклатуре, которое она приобрела в последние десятилетия. Имея пример сильных номенклаторов, своих предшественников, среди которых можно назвать Я. И. Проханова и И. А. Линчевского (последний сравнительно недавно отошел от активной деятельности в этой области), застав работающими таких крупных таксономистов, как Б. К. Шишкин, С. В. Юзепчук и Ан. А. Федоров, получая постоянную поддержку со стороны А. Л. Тахтаджяна — самого выдающегося ботаника нашего времени, С. К. Черепанов сосредоточил в себе большой таксономический и номенклатурный потенциал и отдал все свои силы практической стороне ботанической номенклатуры. Иными словами, С. К. сделал своей целью не только слежение за описанием новых таксонов, но также выверку всех номенклатурных изменений, касающихся сосудистых растений, произрастающих в СССР. Рассмотрение флоры СССР с позиции правильности наименования всех таксонов — не только чисто номенклатурная работа. Номенклатурная деятельность всегда сопряжена с таксономической. От того, как мы понимаем род или вид («крупно» или «мелко»), зависит и само именование, и здесь нужно особое внимание: повышая или понижая ранг таксона, таксономист попадает в различные поля, в которых необходим уже зоркий глаз номенклатора, чтобы не произвести своей комбинацией синоним или омоним, не сделать лишней (повторной) комбинации. Слежение за этим процессом в объеме флоры СССР и сделал своей задачей С. К.

С. К. Черепанов по своей природе не был организатором в обычном смысле слова. Вместо попытки организовать группу для слежения за текущей номенклатурой флоры СССР, он «организовал» самого себя для этой цели, и начиная

с 1963 г. представлял собой «службу номенклатуры СССР» по сосудистым растениям. Разумеется, при этом С. К. выполнял массу иных работ. Например, будучи заместителем главного редактора Ботанического журнала (1980—1983 гг.), С. К. написал более полутысячи рецензий на рукописи статей, поступавших в редакцию. При этом выверялись все названия видов и не только «в пределах СССР». Он и автора этих строк «мобилизовал» простейшим способом, сказав: «Сергей Глебович, если я вижу палеоботаническую статью с вашей рецензией, номенклатуру в ней не проверяю, полагаюсь на вас!» И я стал не только писать рецензии по существу статей, но и стремился в первую очередь выверить все названия. Это был *стиль Черепанова.*

С. К. Черепанов — рекордер

«А рекордером у лондонцев называется помощник мэра, сведущий в законах и следящий, чтобы из-за незнания законов не произошло ошибки в судебных приговорах».

Томас Мор. «История Ричарда III».
(Перевод М. Л. Гаспарова и Е. В. Кузнецова).

Так повелось, что на Международных ботанических конгрессах в Бюро по номенклатуре входит recorder, обязанностью которого является слежение за правильностью процедуры принятия решений и, разумеется, за точностью самих решений. Двадцать лет назад, в июне—июле 1975 г., в Ленинграде состоялся XII Международный ботанический конгресс, а в начале года Prof. F. A. Stafleu, главный докладчик (Rapporteur général), прислал в Ленинград список членов Международного номенклатурного бюро Конгресса (см. рисунок, *а*). Так как «Программа» (1975) Конгресса издавалась на двух языках, возникла трудность в передаче на русский язык слова recorder. Старый словарь В. К. Мюллера (1943) давал нам, кроме технических значений, лишь «главный (уголовный) судья» и «регистратор». «Программа» (1975) должна была уже находиться в типографии, и из-за одного слова нас никто не стал бы дожидаться. На счастье, помогла книга Томаса Мора, которую я в то время читал (Мор, 1973). В ней нашлась цитата, приведенная в эпиграфе раздела, а кроме того, следующие слова Мора (1973 : 135): «люди здесь не привыкли, чтобы с ними говорил кто-то, кроме рекордера, ибо рекордер — это уста города», «рекордер по имени Фицуильям, почтенный человек и честный». Прочтя эти слова, Сергей Кириллович просто просветлел лицом и согласился на транскрипцию английского термина (см. рисунок, *б*). Позднее я обнаружил, что *рекордер* как термин применялся по-русски и прежде (Самый полный словотолкователь..., 1899), отмечен в орфографических словарях и справочнике «Великобритания» (1980).

С. К. Черепанов — номенклатор

Традиция русификации ботанической терминологии в России, возникшая в XVIII в. и активно развивавшаяся в начале XIX в., к концу XIX в. начала сменяться транскрипционной. Теперь уже никто не пишет «кожица», но «эпидерма» или даже «эпидермис» (целиком транскрибируя латинское слово).[1] Так и слово «рекордер» имеет шанс легко войти в обиход в специальных публикациях номенклаторов (Программа, 1975; Восс, 1979; Международный кодекс..., 1980 : 67). Термин nomenclator (Linnaeus, 1751) после выхода в свет русского

[1]Примеры с «кожицей»: «верхняя кожица растений» (Перьвоначальныя ... , 1796 : 21); в 7-м изд. «Краткого учебника ботаники» И. П. Бородина (1902 : 247) все еще «кожица», но в «Учебнике ботаники ... » Э. Страсбургера и Ф. Нолля (1904 : 100) встречаем уже «кожицу или эпидерму».

SECTIONAL MEETINGS

Section 1. NOMENCLATURE

Report Presented By *Edward G. Voss* on Behalf of the Bureau of Nomenclature *

BUREAU OF NOMENCLATURE

President: I. A. Linczevski
Vice-Presidents: H. Hara, R. Rollins, R. Ross
Recorder: S. K. Czerepanov
Secretary: S. G. Zhilin
Rapporteur-Général: F. A. Stafleu
Vice-Rapporteur: E. G. Voss

FIRST SESSION

Monday, 30 *June* 1975, 10 : 15 *a. m.*—11 : 30 *a. m*

Chairman: I. A. Linczevski

The chairman welcomed the delegates (over 130 were in attendance) and introduced the President of the Congress, A. L. Takhtajan, who delivered remarks of welcome in a historical context. The chairman next introduced the rapporteur-général, F. A. Stafleu,

a

ЗАСЕДАНИЯ СЕКЦИЙ

Секция 1. НОМЕНКЛАТУРА *

Отчет подготовлен *Эдвардом Г. Воссом* от имени Номенклатурного бюро

НОМЕНКЛАТУРНОЕ БЮРО

Президент *И. А. Линчевский*
Вице-президенты: *Х. Хара, Р. Роллинс, Р. Росс*
Рекордер *С. К. Черепанов*
Секретарь *С. Г. Жилин*
Главный докладчик *Ф. А. Стафлё*
Заместитель главного докладчика *Э. Г. Восс*

ПЕРВОЕ ЗАСЕДАНИЕ

Понедельник, 30 июня 1975 г., 10.15—11.30

Председатель *И. А. Линчевский*

дседатель приветствовал участников (присутст 30 человек) и предоставил слово президенту Кон жяну, который в своем приветствии коснулся и

б

Часть страницы Отчета XII МБК со списком членов Международного номенклатурного бюро (на английском (*а*) и русском (*б*) языках).
а **— XII International Botanical Congress. Proceedings. Leningrad, 1979. P. 129; *б* — Отчет XII Международного ботанического конгресса. Л., 1979. С. 134.**

перевода «Философии ботаники» К. Линнея (1989) уже был предложен к использованию в транскрибированном варианте (Жилин, 1993).

По классификации C. Linnaeus (1751; Линней, 1989): «Ботаники (настоящие ...) понимают ботанику ... , исходя из ее истинных основ, и умеют дать всем растениям ... понятные названия; они либо собиратели ... , либо методисты ... » (Линней, 1989 : 11);

«Методисты ... трудились прежде всего над расположением ... , а сделав это — над наименованием растений ... ; таковы философы ... , систематики ... , номенклаторы ... » (там же: 17);

«*Номенклаторы* ... занимались именованием растений; таковы: синонимисты ... , критики ... , этимологи ... и лексикографы ... » (там же: 20).

Из 4 категорий номенклаторов 2 первые прямо характеризуют деятельность Сергея Кирилловича Черепанова. И третья категория относится к его работе: хотя он специально этимологией не занимался, но всегда знал (Цвелев, Иконников, 1995), что означает то или иное ботаническое название. Но расшифруем все эти категории номенклаторов словами Linnaeus (1751; Линней, 1989 : 20): «Синонимисты ... собрали разные названия растений, когда-либо предложенные ботаниками»; «Критики ... установили для родов и видов действительно подходящие названия»; «Этимологи ... раскрыли корни и происхождение родовых названий»; «Лексикографы ... собирают названия на разных языках».

С. К. Черепанов, безусловно, был настоящим ботаником, прекрасным коллектором, систематиком и очень полезным для всех ботаников методистом. Не все категории Линнея хорошо воспринимаются в наши дни читателями ботанической литературы. Кроме того, ботаническая номенклатура столь усложнилась, что безошибочно применить к ней классификацию Линнея не удается. Для простоты я делю номенклаторов на теоретиков и практиков. С. К. избрал вторую стезю. Участвуя в двух последних томах «Флоры СССР», С. К. еще до полного завершения этого издания (в 1964 г.) начал свою деятельность по фиксации всех таксономических новшеств[2] во «Флоре СССР» (по мере выхода ее томов). Это было тем более своевременно, что окончание всего издания совпало с 30-летием его начала (1934—1964).

Начав в 1963 г. поиск всех новых таксонов, не вошедших во «Флору СССР», проверяя номенклатурную точность их публикации и таксономические детали их положения в системах родов и семейств, С. К. стал единственным, кто занялся проверкой состава флоры огромной территории. Он не только выискивал новые таксоны, но при обнаружении ошибок в публикациях старался побудить авторов печатно исправить погрешности, что было важно в случаях, когда новый таксон не мог считаться действительно обнародованным.

Типы погрешностей, конечно, разнообразны. Значительная их часть возникает из-за невнимания авторов к начальным датам действия того или иного правила. Например, необходимость латинского диагноза — с 1 января 1935 г., кроме водорослей (начальная дата — 1 января 1958 г.) и ископаемых растений (начальная дата — 1 января 1996 г.);[3] полная и прямая ссылка на базионим для новой комбинации необходима с 1 января 1953 г.; указание номенклатурного

---

[2]«Новости систематики высших растений» начали выходить с 1964 г. под редакцией И. А. Линчевского (во втором выпуске 1965 г. С. К. был уже заместителем редактора). Это облегчало С. К. слежение за новыми таксонами. К тому же номенклатурная активность в те годы была несколько выше, чем в наши дни. Так, Я. И. Проханов (1952) весьма оперативно опубликовал статью о новых положениях в международных правилах ботанической номенклатуры, принятых Стокгольмским конгрессом в 1950 г. В его переводе вышли «Международные правила ботанической номенклатуры» (1949), принятые Кембриджским конгрессом в 1930 г. и дополненные по материалам Амстердамского конгресса, состоявшегося в 1935 г. Позднее в переводе Проханова вышел Парижский (1954 г.) «Международный кодекс» (1959). В его же переводе под редакцией Линчевского вышли «Дополнения и изменения» из Монреальского (1959 г.) кодекса (Международный кодекс, 1964).

[3]Великое новшество Иокогамского конгресса — необходимость латинского или *английского* диагноза для ископаемых растений (Chaloner, 1993).

типа (от семейства до подразделения вида) обязательно с 1 января 1958 г. и т. д. Много ошибок в палеоботанических публикациях возникало из-за указания в качестве типа нескольких экземпляров (но этот случай рассматривался С. К. лишь при обращении к нему палеоботаников для получения консультации). Еще одно новшество Иокогамского конгресса — введение концепции «Protype» — *протипа*, который определен как образец или иллюстрация, избранные для того, чтобы служить в качестве «интерпретивного типа» (interpretive type), когда голотип, лектотип или заранее предложенный неотип, или весь оригинальный материал, ассоциированный с действительно обнародованным названием, являются очевидно неясными и не могут быть критически идентифицируемыми для целей точного применения к названию таксона. Когда *протип* обозначен, голотип, лектотип или неотип, которые поддерживают протип, должны быть точно процитированы (Chaloner, 1993).

Таким образом, мало знать правила, установленные давно и надолго, необходимо следить за введением новых уточнений в эти правила, а каждый конгресс (международные ботанические конгрессы собираются с периодичностью в шесть лет) неизбежно вносит новшества. Неизбежность заключается в том, что все изменения в международные правила номенклатуры вводятся практически всегда после многолетних письменных обсуждений в соответствующих комитетах, организуемых конгрессами или Международным бюро по ботанической номенклатуре. Такие обсуждения могут переноситься с конгресса на конгресс. Остановить этот процесс может лишь решение конгресса, отменяющее, например, секцию номенклатуры или запрещающее издание нового кодекса. Такие предложения время от времени делаются достоянием научной прессы. Так, на Ленинградском конгрессе в 1975 г. J. McNeill (Восс, 1979 : 187)[4] выступил с предложением не издавать Ленинградский кодекс, так как в него «было внесено очень немного предложений и сейчас именно тот случай, когда можно обойтись без нового издания. Использование Сиэтлского кодекса вряд ли приведет к ошибкам». A E. Little решил, «что нужно прекратить публикацию новых изданий Кодекса каждые несколько лет. Изменения правил не содействуют стабилизации» и «хотел бы обсудить свое неофициальное предложение о том, чтобы на следующем конгрессе не было Номенклатурной секции, как в Итаке в 1926 г.» (Восс, 1979 : 187). Но обсуждения не было. Секция номенклатуры и так уже заседала два лишних дня: 3 и 4 июля 1975 г. Официально Ленинградский конгресс был открыт 3 июля, а 4 начались заседания всех остальных секций. Многие члены Номенклатурной секции обязаны были открывать заседания в других секциях конгресса 4 июля. Да и выступления McNeill и Little не были достаточно решительными.

Другой, еще более простой причиной номенклатурных и таксономических погрешностей является незнание изучаемой группы. Часто систематик, описывая «новый», на его взгляд, вид, не знает, что он уже описан и обнародован под другим названием, или не знает, что конкретный эпитет уже использован для обрабатываемого рода. В данном случае отсутствие под рукой таксономической литературы имеет существенное значение. В пределах бывшего СССР почти невероятно наличие в библиотеке недавно возникшего педагогического института или университета такого справочника, как «Index kewensis», со всеми многолетними дополнениями.

Препятствует стабилизации ботанической номенклатуры и «внутриведомственное упрямство». Практики лесного хозяйства, принимая латинские назва-

---

[4] Отчет секции номенклатуры XII Конгресса был напечатан в Ленинграде на русском и английском языках (Восс, 1979). Английскую версию подготовил к печати E. Voss — заместитель главного докладчика, а русская версия была выверена и отредактирована С. К. Черепановым, рекордером (Программа, 1975 : 16; Восс, 1979 : 134). С. К., сдавший рукопись в издательство «Наука» и целиком отвечавший за каждое русское слово в ней, не сделал необходимой для знания этого обстоятельства пометы. Но нам следует считать С. К. Черепанова редактором русской версии.

ния, как бы обязательно отвечающие русским, искренне недоумевают по поводу правильного названия вида *Picea abies* (L.) Karst., спрашивая: «Как можно говорить „ель пихта"?», и используют неприоритетное, но привычное им название *Picea excelsa* (Lam.) Link.

Другим примером «упрямства» является принятие в качестве правильного названия *Triticum persicum* Vav. из почтения к автору эпитета Н. И. Вавилову. Правильное цитирование этого названия дает Черепанов (1981, 1995), основываясь на трудах Н. Н. Цвелева: *T. persicum* Vav. ex Zhuk. 1923, non Aitch. et Hemsl. 1888, приводя его как синоним *T. carthlicum* Nevski, 1934. Иными словами, название, данное виду Вавиловым (*T. persicum*), было омонимично уже при публикации, и поэтому правильным названием является *T. carthlicum* Nevski (пример любезно сообщен мне Цвелевым). Критика подобного отношения к правилам номенклатуры дана в статье Цвелева и Черепанова (1975).

«Списки названий текущего использования» и вероятность отмены принципа приоритета

На Западноберлинском (XIV) конгрессе в 1987 г. было принято решение о создании Специального комитета по названиям текущего использования. Решение было выполнено в начале 1989 г., и новый комитет подготовил предварительные «Списки названий текущего использования» (Lists of names in current use).

Было также выдвинуто предложение о новой для Кодекса статье 15bis. В случае ее принятия на следующем XV Иокогамском конгрессе 1993 г. все родовые названия, вошедшие в «Списки...», получили бы новый статус nomen protectum и считались бы законсервированными относительно ранних омонимов, а прочие названия, не включенные в «Списки...», не считались бы конкурирующими синонимами (Жилин, 1993). На XV Конгрессе не было секции номенклатуры, но состоялась Номенклатурная сессия (Nomenclature Session), которая началась 23 августа. Участники же конгресса из России вылетели в Японию 25 августа 1993 г. Поэтому мы (пишущий эти строки был среди участников), прибыв в Иокогаму к вечеру 26 августа, быть может и смогли бы застать завершение Номенклатурной сессии, но 27-го из-за сильного тайфуна было официально запрещено выходить из домов (см. также: Chaloner, 1993).

28 августа на открытии Конгресса Ch. Jeffrey (London, Kew Gardens) сообщил мне об отвержении статьи 15bis. R. Brummitt (London, Kew Gardens), знакомый мне по Ленинградскому конгрессу и бывший активным сторонником принятия статьи 15 bis, в нашей краткой беседе о непринятых nomina protecta показался мне несколько смущенным. Ведь в рецензии на его книгу «Vascular Plant Families and Genera» (Жилин, 1993),[5] которую я написал по просьбе главного редактора «Ботанического журнала» А. Л. Тахтаджяна, было выражено полное несогласие с позицией Brummitt относительно статьи 15bis. А книга Brummitt по составу почти совпала со «Списками названий текущего использования».

Рукопись рецензии я подробно обсуждал с С. К., и он полностью согласился со всеми доводами против принятия статьи 15bis. Я предлагал С. К. совместно переделать рецензию в чисто номенклатурную статью, но он, как и в былые годы, решительно отказался. «У вас все верно написано и мне нечего добавить», — сказал С. К. Ведь он был практическим, а не теоретическим номенклатором. И прежде, когда я обсуждал с С. К. какую-нибудь запутанную номенклатурную историю и в конце предлагал написать вместе статью об этом,

[5] Еще весной 1993 г. Brummitt получил от меня копию корректуры этой рецензии. Позднее Jeffrey (персональное сообщение, 1995) сообщил мне, что Brummitt, первоначально бывший решительным сторонником принятия статьи 15bis, перед самым Конгрессом изменил свое мнение, видя несовершенство «Списков...».

он говорил: «Вы правильно решили вопрос с этими таксонами и можете употреблять для них точные названия, значит, дело сделано. Но если хотите, пишите один статью, я дам положительный отзыв». Такими словами он и меня расхолаживал и статьи оставались не написанными. Номенклатор-практик!

В принципе все грамотно работающие таксономисты могут быть названы номенклаторами-практиками, но даже среди таких наиболее крупных фигур, как, например, Б. К. Шишкин, Ан. А. Федоров, С. В. Юзепчук, М. Г. Попов, мы не найдем номенклатора-практика столь высокого ранга, какого, несомненно, достиг С. К. Черепанов.[6]

С. К. выискивал в публикациях и фиксировал в своей ставшей гигантской картотеке не только новые таксоны, но и все операции, произведенные систематиками (изменения ранга и объема таксонов), пропуски таксонов, а также все новшества, известные с территорий, впервые или вторично присоединенных к СССР. Эта многолетняя работа отражена в следующих публикациях: «Перечень новых таксонов флоры Советского Союза, действительно обнародованных в 1934—1966 гг. после выхода в свет „Флоры СССР"» (Черепанов, 1967), «Свод дополнений и изменений во „Флоре СССР" (1—30)» (Черепанов, 1973), «Сосудистые растения СССР» (Черепанов, 1981), «Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)» (Черепанов, 1995), «Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)» (Czerepanov, 1995).

С. К. также был издан «Перечень названий новых таксонов флоры СССР и новых номенклатурных комбинаций, недействительно обнародованных в 1934—1970 гг. после выхода в свет „Флоры СССР"» (Черепанов, 1972).

Ботаников нашей страны (СССР и России) отчасти извиняет вечная наша беда: задержка с получением иностранной литературы или ее неполучение. Причины прежде были политические, а ныне — экономические, но результат один и тот же...

Но еще есть своеобразная форма неподчинения международным правилам номенклатуры. При этом одни ботаники прекрасно осведомлены о правилах, но не согласны с ними, другие же, не будучи в принципе согласными лишь с частью правил, не желают знакомиться с подробностями их применения. Если советская или русская форма сопротивления номенклатуре растений преимущественно пассивная, на Западе она активная, что проявилось несколько лет назад в виде своеобразного движения за «стабильность» номенклатуры. Под этой «стабильностью» понимается закрепление применяемых имен и прекращение какого-либо их изменения. Конкретно это выразилось в создании «Списков названий текущего использования» и закреплении включенных в них родовых названий в качестве nomina protecta; прежние «законодательные акты» международных конгрессов по поводу «исходных дат» (Linnaeus, 1753) при этом должны быть отменены. Как отмечалось, Иокогамский конгресс не принял этих предложений (они не набрали 2/3 голосов), но каков будет результат в Сент-Луисе (США) в 1999 г.? (Подробнее см.: Жилин, 1993 : 42).

О Русском бюро по номенклатуре растений

В течение 30 лет С. К. один делал работу целого бюро, комитета или комиссии, которые теперь, после его ухода из жизни, нам следовало бы образовать, если мы не хотим утратить еще имеющуюся в стране номенклатурную потенцию. Было бы естественно организовать планомерную службу регистрации так-

[6] Цвелев, читая по моей просьбе рукопись этой статьи, заметил, что во времена Шишкина и Попова не было такого несколько преувеличенного пиетета перед номенклатурой растений, как в наши дни. Но я отчетливо помню бережное отношение Шишкина к точному именованию всякого растения. Масштабы же в его время были иными. Такого охвата корпуса названий, которым оперировал С. К., не было...

сонов в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (БИН) с обязательной и регулярной публикацией списка новых таксонов и комбинаций. Этим можно было бы помочь изданию дополнений к Index kewensis.

Создав такую службу слежения за таксономическими и номенклатурными новшествами в отечественной флористике (и палеофлористике, добавлю я как палеоботаник), мы воздали бы должное светлой памяти Сергея Кирилловича Черепанова и принесли бы неоценимую пользу науке.

Автор признателен ботаникам (Н. П. Черепановой, вдове С. К. Черепанова, а также С. С. Иконникову), взявшим на себя труд прочтения первого варианта рукописи. Их суждения поддержали автора в дальнейшей работе над статьей. За критические замечания автор благодарен Чарлзу Джеффри (Mr. Charles Jeffrey), Р. В. Камелину и Н. Н. Цвелеву. Продумывая с разных сторон их высказывания, устные и письменные, автор внес значительные дополнения и изменения в первоначальный текст.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородин И. П. Краткий учебник ботаники. 7-е изд. СПб., 1902. 377, XII с.

Великобритания. Лингвострановедческий словарь. М., 1980. 480 с.

Восс Э. Г. Секция 1. Номенклатура // XII Междунар. ботан. конгр. Отчет. Л., 1979. С. 134—199.

Жилин С. Г. (Рец.). Семейства и роды сосудистых растений. Сост. Р. К. Браммит. 1992 // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 140—144.

Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 453 с.

Международные правила ботанической номенклатуры / Перевод с англ. Я. И. Проханова под общей ред. акад. А. А. Гроссгейма и чл.-корр. АН СССР Б. К. Шишкина. М.—Л., 1949. 168 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Восьмым Международным ботаническим конгрессом. Париж, июль 1954 г. М.—Л., 1959. 91 + XCV с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый IX Международным ботаническим конгрессом. Монреаль, август 1959 г. [Дополнения и изменения] // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 4. С. 549—572.

Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом, Ленинград, июль 1975 г. Л., 1980. 284 с.

Мор Т. Эпиграммы / История Ричарда III. М., 1973. 255 с.

Мюллер В. К. Англо-русский словарь. М., 1943. 776 с.

Перьвоначальныя основания ботаники, руководствующия к познанию растений. Во Граде Св. Петра, 1796. 276 с.

Программа. XII Международный ботанический конгресс. Ленинград, 3—10 июля 1975 г. Л., 1975. 300 с.

Проханов Я. И. Новое в международных правилах ботанической номенклатуры — изменения и дополнения, принятые VII Международным Ботаническим конгрессом в Стокгольме в 1950 г. (Предварительный текст правил) // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 231—256.

Самый полный общедоступный словотолкователь и объяснитель 150 000 иностранных слов, вошедших в русский язык. М., 1899. V + 730 с. + 31 ненумерованная страница.

Страсбургер Э., Нолль Ф. Учебник ботаники для высших учебных заведений. Общая часть. СПб., 1904. 356 с.

Цвелев Н. Н., Иконников С. С. Памяти Сергея Кирилловича Черепанова (1921—1995) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 8. С. 119—127.

Цвелев Н. Н., Черепанов С. К. По поводу статьи А. В. Куминовой «О названиях растений и растительных сообществ» // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 1. С. 148—150.

Черепанов С. К. Перечень новых таксонов флоры Советского Союза, действительно обнародованных в 1934—1966 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Нов. сист. высш. раст. 1967. [Т. 4]. С. 1—143.

Черепанов С. К. Перечень названий новых таксонов флоры СССР и новых комбинаций, недействительно обнародованных в 1934—1970 гг. после выхода в свет «Флоры СССР» // Нов. сист. высш. раст. 1972. Т. 7. С. 304—328.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. 1—30). Л., 1973. 668 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, 1995. 993 с.

Chaloner W. G. Fossil plant nomenclature at the 15th International Botanical Congress // IOP Newsletter. 1993. N 50. P. 5—6.

Czerepanov S. K. Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge, 1995. 516 p.

Linnaeus C. Philosophia botanica. Stockholmiae, 1751. 362 p.

Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Voss E. G. Sectional meetings. Section 1. Nomenclature // Twelfth International Botanical Congress. Leningrad, 1975. Leningrad, 1979. P. 129—180.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 26 V 1995

SUMMARY

The paper is devoted to the late Prof. Sergey K. Czerepanov (1921—1995), the prominent nomenclator. The genre of the paper is mixed: memoires on Sergey K. Czerepanov and his nomenclature activity, stories on two Nomenclature Sessions (XII International Botanical Congress, Leningrad, and XV International Botanical Congress, Yokohama), and proposal to the organisation of the Russian Bureau of Botanical Nomenclature.

УДК 581.4 : 582.252

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 12

М. С. Селина, Г. В. Коновалова

МОРФОЛОГИЯ *ALEXANDRIUM INSUETUM* (*DINOPHYTA*) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

M. S. SELINA, G. V. KONOVALOVA. MORPHOLOGY OF *ALEXANDRIUM INSUETUM* (*DINOPHYTA*) FROM THE PETER THE GREAT BAY, THE SEA OF JAPAN

Приведены детальное морфологическое описание и некоторые данные по распространению и экологии вида *Alexandrium insuetum* Balech из залива Петра Великого, впервые обнаруженного в морях России.

В настоящее время известно около 30 видов рода *Alexandrium* Halim (Steidinger, 1990). У берегов Японии обитает 10 видов этого рода, из них 6 видов отмечены для дальневосточных морей (Fukuyo et al., 1985; Kita et al., 1985; Kita, Fukuyo, 1988; Коновалова, 1989, 1991; Yuki, Fukuyo, 1992; Konovalova, 1993a, b, и др.). Вид *Alexandrium insuetum* Balech впервые был обнаружен у берегов Кореи, а затем во Внутреннем Японском море (Balech, 1985; Yuki, Yoshimatsu, 1990). Сведения об экологии и периоде вегетации этого вида в литературе отсутствуют, известно только, что *A. insuetum*, был найден во Внутреннем Японском море в июне (Yuki, Yoshimatsu, 1990).

В заливе Петра Великого этот вид был впервые нами обнаружен в кутовой части Амурского залива в сентябре 1985 г. Это первая находка вида в морях России, какие-либо сведения о нем в отечественной литературе отсутствуют. Настоящая статья представляет собой продолжение начатого одним из авторов (Коновалова, 1989, 1991) детального морфологического описания представителей рода *Alexandrium* из дальневосточных морей.

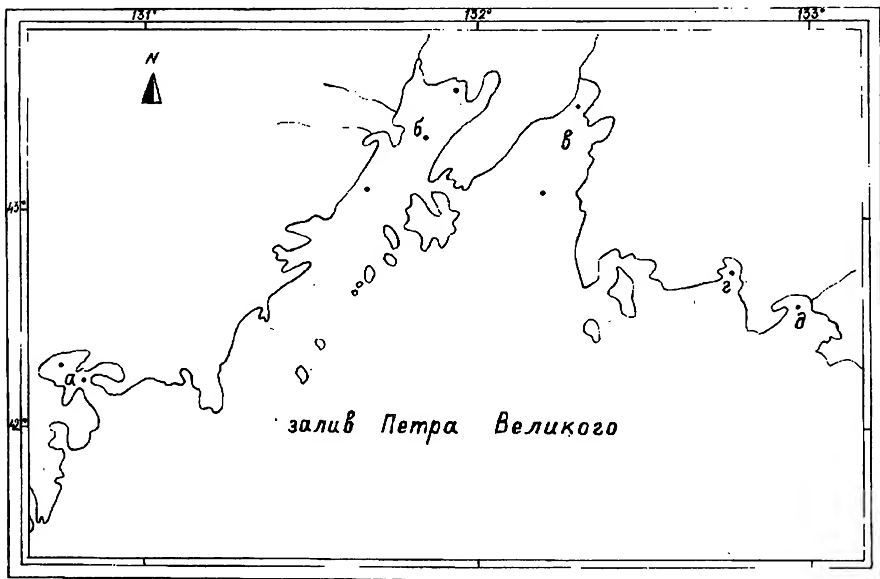


Рис. 1. Распространение *Alexandrium insuetum* в заливе Петра Великого.

а — залив Посьета; *б* — Амурский залив; *в* — Уссурийский залив; *г* — залив Восток; *д* — залив Находка. Черными точками обозначены местонахождения вида.

Материал и методика

Материалом послужили круглогодичные и летне-осенние сборы фитопланктона из разных частей залива Петра Великого (рис. 1) с 1985 по 1993 г. Пробы фитопланктона отбирали батометром с поверхности воды и с глубин 0, 2, 6 и 10 м и фиксировали раствором Люголя. Материал изучали с помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов. Подробное изложение методики исследования приведено ранее (Коновалова, 1989).

Результаты и обсуждение

Alexandrium insuetum (рис. 2, 3). Клетки одиночные, широкоовальные, 22.5—30 мкм дл., 20—27.5 мкм шир., 20 мкм толщ. Наиболее часто встречаются клетки размером 27.5×22.5 мкм (рис. 2, *1—3*; рис. 3, *1*). Эпитека округло-коническая, равна гипотеке. Поясок сильно вдавленный, относительно широкий, нисходящий (влево завитой), края смещены относительно друг друга на ширину пояска (см. рис. 2, *2,3*; рис. 3, *4*). Гипотека полукруглая, несколько асимметричная, ее правая сторона более пологая, без заметной антапикальной вмятины. Борозда широкая (1.5 ширины пояска), почти прямая, с перепонкой по краям. Тека грубая, сетчато-ячеистая, ячейки различных форм и размеров (рис. 2, *5*, *9*). Поясковые пластинки имеют незаконченную сетчатость, бороздковые, за исключением задней (*Sp*), гладкие.

Табулярная формула панциря *Po*, *4'*, *6''*, *6c*, *5'''*, *2''''*, *8S*. Формула эпитеки *Po*, *4'*, *6''*. Пластинка *Po* округло-треугольная, с радиально исчерченными краями. Первая апикальная пластинка (*1'*) неправильной округло-ромбической или пятиугольной формы, с усеченными верхним и нижним углами, соединяется с пластинкой *Po* посредством нитевидного шва. Брюшная пора округлая, небольшая, но отчетливо видна под СМ (рис. 2, *6*), располагается в середине шва, соединяющего пластины *1'* и *4'*. Пластинка *2'* крупнее остальных, шестиугольная, ее сторона, соприкасающаяся с *1'*, очень короткая (рис. 2, *4*; 3, *2*). Пла-

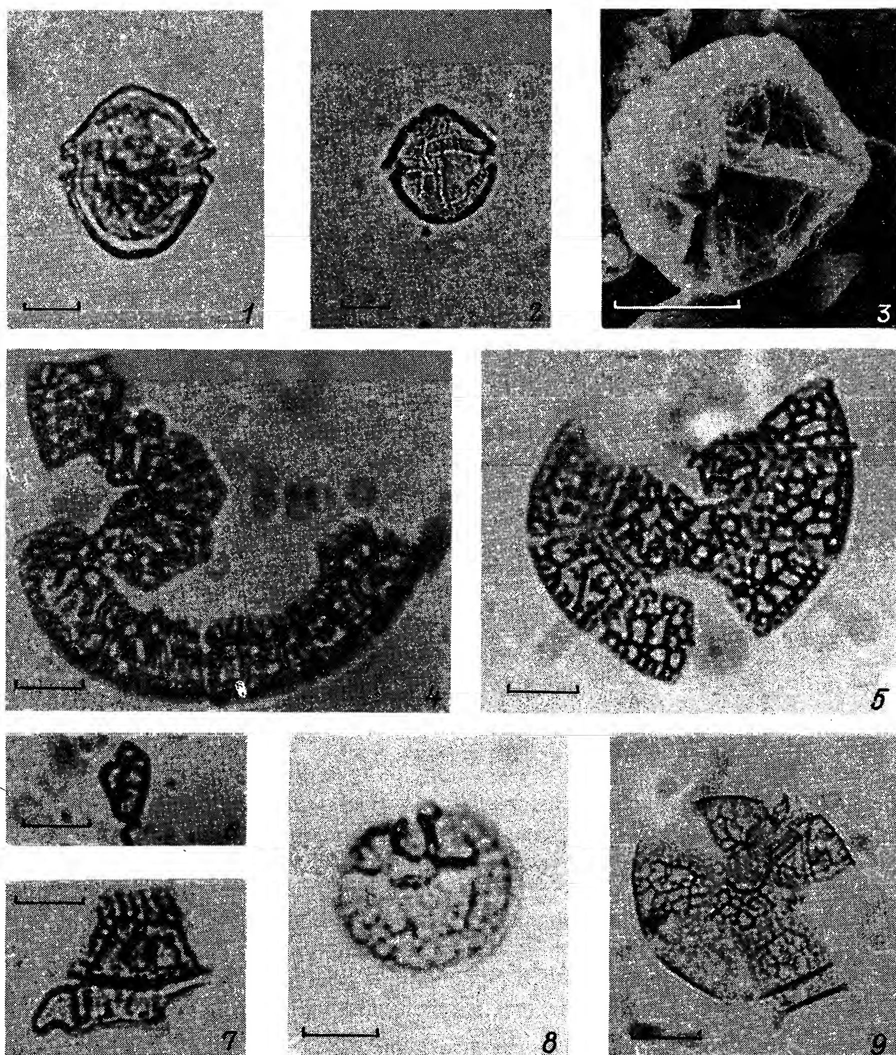


Рис. 2. *Alexandrium insuetum*.

1—3 — общий вид клетки *A. insuetum*: *1* — со спины, *2*, *3* — с брюшной стороны (показано расположение пояска и борозды); *4*, *5* — пластинки эпитеки, за исключением $1'$ (для *5*), структура теки (*5*); *6* — пластинка $1'$ с вентральной порой; *7* — пластинки *Sa*, *1c*, $1''$; *8* — вид клетки с антапекса; *9* — пластинки гипотеки. Масштабная линейка: *1—3*, *8*, *9* — 10 мкм; *4—7* — 5 мкм. Фото *3* — СЭМ, остальные — СМ.

стинки $3'$ и $4'$ пятиугольные, $3'$ более симметричная. Все предпоясковые пластинки примерно одинаковой величины, лишь $4''$ немного уже других. Пластинки $1''$, $2''$ и $4''$ четырехугольные, остальные пятиугольные. Пластинки пояска имеют сетчатую поверхность, поэтому слабо различимы.

Формула гипотеки $5'''$ и $2''''$. Наиболее крупная из подпоясковых пластинок — пятиугольная $4'''$, пластинки $2'''$, $3'''$ и $5'''$ четырехугольные, а $1'''$ треугольной формы (рис. 2, *8*, *9*; рис. 3, *3*). Антапикальная пластинка $2''''$ гораздо крупнее $1''''$ и вместе с подпоясковой $4'''$ занимает всю антапикальную область теки. Борозда содержит 8 пластинок (рис. 3, *4*).[1] Ширина верхней бороздковой

[1]Balech (1990) приводит для этого рода 10±1 бороздковых пластинок, *10S* он указывает и для вида *A. insuetum* (Balech, личное сообщение). Однако две очень маленькие и трудноразличимые пластинки (*9* и *10*), расположенные в центре борозды, нами не наблюдались (рис. 3, *6*).

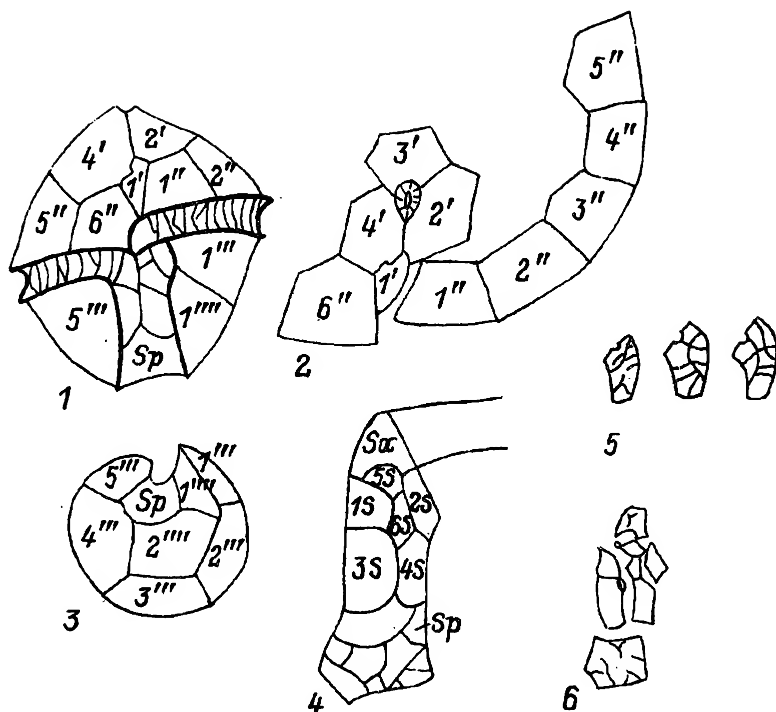


Рис. 3. Строение клетки *Alexandrium insuetum*.

1 — вид клетки с брюшной стороны; *2* — пластинки эпитеки; *3* — пластинки гипотеки; *4* — строение борозды; *5* — вариации первой апикальной пластинки (*1'*); *6* — пластинки борозды (по Balech, личное сообщение).

пластинки (*Sa*), как правило, равна длине или в редких случаях немного превышает ее (рис. 2, *7*). Выемка, образованная внутренней пластинкой *5S*, обычно не превышает 1/2 высоты *Sa*. Пластинка *1S* прямоугольная, ее внутренняя сторона, как правило, выпуклая. Вместе с пятиугольной *2S* они в большей или меньшей степени прикрывают внутренние пластинки *5S* и *6S*. Средние пластинки *3S* и *4S* относительно крупные, неправильной пятиугольной формы, вытянутые вдоль борозды, причем правая (*3s*) несколько шире левой (*4s*). Эти пластинки примыкают к относительно крупной задней пластинке борозды (*Sp*), которая имеет неправильную пятиугольную или шестиугольную форму, с длиной, немного превышающей ширину (рис. 2, *8*, *9*; рис. 3, *4*). Пластинка имеет две выемки на переднем крае, причем правая в некоторых случаях несколько глубже левой.

С 1985 г. *A. insuetum* в планктоне залива Петра Великого наблюдается ежегодно с августа по октябрь при низкой плотности практически во всех заливах второго порядка (рис. 1) в диапазоне температур 17—21.7° С. Максимальная концентрация (11 тыс. кл./л) была отмечена в сентябре 1988 г. в западной части Амурского залива при температуре 19.9° С и солености 32 ‰.

Несмотря на то что внешний вид клетки *A. insuetum* типичен для большинства представителей рода, этот вид довольно легко распознать по характерной ячеистой теке, напоминающей скорлупу маньчжурского ореха, а также по строению первой апикальной пластинки (*1'*), которая, как считает Balech (1985), относится к гониодомному типу. Такой тип пластинки *1'* имеют еще несколько видов рода *Alexandrium*, которые на основании формы и характера сочленения пластинок *1'—Po* (не непосредственно, а с помощью хорошо заметного нитевидного тяжа) выделены Balech (см. Steidinger, 1990) в подрод

Gessnerium. Поэтому он считает (личное сообщение), что более правильным названием описываемого вида будет *Alexandrium* (*Gessnerium*) *insuetum*. Однако и среди этой небольшой группы *A. insuetum* трудно спутать с каким-либо другим видом, за исключением, быть может, *A. balechii* (Steidinger) Taylor, поясок и гипотека которого в зависимости от возраста и местообитания может приобретать ячеистую орнаментацию (Montresor et al., 1990). Однако эпитека последнего вида гладкая, и у пластинки *1'* отсутствует брюшная пора.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коновалова Г. В. Морфология трех видов *Alexandrium* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1401—1409.

Коновалова Г. В. Морфология *Alexandrium ostenfeldii* (*Dinophyta*) из прибрежных вод восточной Камчатки // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 1. С. 79—82.

Balech E. The genus *Alexandrium* or *Gonyaulax* of the tamarensis group // Toxic dinoflagellates / Ed. by D. M. Anderson, A. W. White, D. G. Baden. New York, 1985. P. 33—38.

Balech E. A short diagnostic description of *Alexandrium* // Toxic marine phytoplankton. New York, 1990. P. 77—78.

Fukuyo Y., Yoshida K., Inove H. Protogonyaulax in Japanese coastal waters // Toxic dinoflagellates. New York etc., 1985. P. 27—32.

Kita T., Fukuyo Y., Tokuda H., Hirano R. Life history and ecology of *Goniodoma pseudogoniaulax* (*Pyrrophyta*) in a rockpool // Bull. Mar. Sci. 1985. Vol. 37. N 2. P. 643—651.

Kita T., Fukuyo Y. Description of gonyaulacoid dinoflagellate *Alexandrium hiranoi* sp. nov. inhabiting tidepools on Japanese Pacific coast // Bull. Plankton Soc. Japan. 1988. Vol. 35. N 1. P. 1—7.

Konovalova G. V. Toxic and potentially toxic *Alexandrium* species (*Dinophyta*) from the coastal waters of eastern Kamchatka // Algologia. 1993a. Vol. 3. N 3. P. 49—52.

Konovalova G. V. Toxic and potentially toxic dinoflagellates from the Far East coastal waters of Russia // Toxic phytoplankton blooms in the sea / Ed. by T. J. Smayda, Y. Shimuzu. Amsterdam etc., 1993b. P. 275—279.

Montresor M., Marino D., Zingone A., Dafnis G. Three *Alexandrium* species from coastal Tyrrhenial waters (Mediterranean Sea). // Toxic marine phytoplankton / Ed. by E. Graneli, B. Sundström, L. Edler, D. M. Anderson. New York etc., 1990. P. 82—87.

Steidinger K. A. Species of the Tamarensis / Catenella group of *Gonyaulax* and fucoxanthin derivative — containing *Gymnodinoids* // Там же. 1990. P. 11—16.

Yuki K., Yoshimatsu S. New record of *Alexandrium insuetum* Balech (*Dinophyceae*) from Japan with some supplementary observation on thecal morphology // Bull. Plankton Soc. Japan. 1990. Vol. 36. N 2. P. 121—126.

Yuki K., Fukuyo Y. *Alexandrium satoanum* sp. nov. (*Dinophyceae*) from Matoya Bay, central Japan // J. Phycol. 1992. N 28. P. 395—399.

Институт биологии моря ДВО РАН
Владивосток
Камчатский институт экологии
и природопользования
Петропавловск-Камчатский

Получено 22 II 1995

SUMMARY

Morphological and some ecological characteristics of *Alexandrium insuetum* from the Peter the Great Bay, the Sea of Japan are presented. The vegetative cells were observed from August to October in low concentration water temperature 17—21.7° C. The maximum concentration (11 000 cell·l^{-1}) was registered in September 1987 in western part of the Amur Bay (T = 19.9 °C, S = 32 ‰). This is the first record of the occurrence of *A. insuetum* in the seas of Russia.

УДК 582.29 (470.22)

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 12

С. И. Чабаненко, А. А. Таран

ЛИШАЙНИКИ ЗАПОВЕДНИКА «БРЯНСКИЙ ЛЕС»

S. I. CHABANENKO, A. A. TARAN. LICHENS OF THE RESERVE «BRJANSKY LES»

Впервые приведен список лишайников заповедника «Брянский лес». В списке насчитывается 116 видов из 36 родов и 16 семейств. Отмечены фоновые и редкие виды для территории заповедника, а также виды, которые могут служить индикаторами состояния окружающей среды в Брянской обл.

Созданный в 1982 г. заповедник «Брянский лес» расположен в пределах Трубчевского и Суземского районов Брянской обл. (52°26′—52°33′ с. ш. и 33°49′—34°06′ з. д.) и занимает площадь около 12 тыс. га нижнего правобережья р. Нерусса (бассейн р. Десна). Территория заповедника входит в Придеснянский физико-географический район Предполесской провинции смешанных лесов (Физико-географическое районирование..., 1963). Характерные для рельефа заповедника волнисто-западинные и пологовыпуклые поверхности, расчлененные поймами рек, в сочетании с широким распространением песчаных пород и высокой степенью заболоченности, придают его ландшафтам полесский характер. По зональному делению территория находится в пределах зоны широколиственных лесов Восточноевропейской провинции, на стыке двух провинций — Среднерусской и Полесской, более тяготеет к последней (Лавренко, Исаченко, 1976). В заповеднике преобладает лесной тип растительности (более 80 % площади), которая представлена господствующими сосновыми (группы зеленомошных) и дубово-сосновыми лесами на легких песчаных почвах. Меньшее распространение имеют елово-дубово-сосновые и сосновые леса группы сфагновых и лишайниковых. Для пойменных участков характерны дубовые и дубово-ясеневые леса. В значительной мере коренные сообщества замещены вторичными березовыми, осиновыми и липовыми лесами. На обширных притеррасных понижениях р. Нерусса и по долинам малых рек широко распространены заболоченные ольшаники из *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. и ивняки из *Salix cinerea* L. и других видов ив.

Ранее на территории заповедника лихенологические исследования не проводились. Настоящая статья написана на основе обработки коллекции лишайников (2200 образцов), собранной А. А. Тараном в марте—июле 1991 г. Сбор лишайников осуществлялся детально-маршрутным методом по всей территории заповедника во всех типах леса с различных субстратов. Обследовались также гари и вырубки, различные строения в заброшенных поселках, сохранившихся на территории заповедника. Список содержит сведения о 116 видах лишайников из 36 родов и 16 семейств в соответствии с классификацией J. Poelt (1973). Роды и виды расположены в алфавитном порядке, номенклатура дана по R. Santesson (1993). Для каждого вида указывается тип леса, древесные породы или субстраты, для видов, собранных не более чем из трех пунктов, приводится номер квартала. При обработке материала использовались отечественные определители и монографии зарубежных авторов (Томин, 1956; Голубкова, 1966; Определитель лишайников СССР, 1971, 1975, 1978; Nowak, Tobolewsky, 1975; Esslinger, 1977; Moberg, 1977; Hale, 1987). Упоминаются в тексте следующие виды деревьев (в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981)): береза — *Betula pubescens* Ehrh.; береза повислая — *B. pendula* Roth.; дуб — *Quercus robur* L.; ель — *Picea abies* (L.) Karst.; ива белая — *Salix alba* L.; ива ломкая — *S. fragilis* L.; ива пепельная — *S. cinerea* L.; ива пятитычинковая — *S. pentandra* L.; ива трехтычинковая — *S. triandra* L.; клен — *Acer platanoides* L.; лещина — *Corylus avellana* L.; липа — *Tilia cordata* Mill.; ольха — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.; осина — *Populus tremula* L.; сосна — *Pinus sylvestris* L.; сосна Банкса — *P. banksiana* Lamb.; ясень — *Fraxinus excelsior* L.

Образцы публикуемого материала хранятся в заповеднике «Брянский лес» и в гербарии Сахалинского ботанического сада.

Anaptychia Körb.

A. ciliaris (L.) Körb. Осинники, осина; дубравы, дуб, клен; субори, осина; ивняки, ива трехтычинковая.

Arthonia Ach.

A. ruanum (A. Massal.) Körb. Орешники, ветви лещины; ясеневники, ясень.

Bacidia De Not.

B. rubella (Hoffm.) A. Massal. Дубравы, дуб.

Bryoria Brodo et D. Hawksw.

B. bicolor (Ehrh.) Brodo et D. Hawksw. Сосновые боры, береза повислая, сосна.

B. implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. Сосновый бор, сосна, кв. 110.

B. nadvorniciana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Смешанный лес, дуб, кв. 17; сосновый бор, береза повислая, кв. 100.

Buellia De Not. incl. *Diplotomma* Flot.

B. disciformis (Fr.) Mudd. Дубравы, дуб.

Caloplaca Th. Fr.

C. cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. Осинники, осина.

Candelariella Mull. Arg.

C. lutella (Vain.) Räsänen. Осинники, осина.

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. Пос. Пролетарский, старые изгороди.

Cetraria Ach. incl. *Allocetraria* Kurok. et M. J. Lai, *Coelocaulon* Link

C. chlorophylla (Willd. in Humb.) Vain. Ельники, ель; сосново-еловые боры, сосна.

C. sepincola (Ehrh.) Ach. Пойменная дубрава, ясень, кв. 103.

Chaenotheca (Th. Fr.) Th. Fr.

C. brunneola (Ach.) Müll. Arg. Ивняки, ива пепельная, кв. 109.

C. chrysocephala (Turner ex Ach.) Th. Fr. Ельники, ель.

C. ferruginea (Turner et Borrer) Mig. Дубравы, сухостой дуба.

C. furfuracea (L.) Tibell. Сосновый бор, комель сосны, кв. 2.

Chrysothrix Mont.

C. candelaris (L.) J. R. Laundon. Мшистые ельники с сосной, комель ели.

C. chlorina (Ach.) J. R. Laundon. Искусственные насаждения сосны Банкса, на стволах.

Cladonia Hill ex P. Browne, incl. *Cladina* Nyl.

C. acuminta (Ach.) Norrl. in Norrl. et Nyl. Пойменные дубравы, комель дуба; ольшаники, ольха; сосновые боры, комель сосны; вырубки, пни.

C. arbuscula (Wallr.) Flot. Смешанные леса, валежины; сосновые боры, почва; вырубки, пни; крыши старых построек.

C. botrytes (K. J. Hagen) Willd. Сосновые леса, валежины; крыши старых построек.

C. cenotea (Ach.) Schaer. Сосновые, сосново-еловые боры, подстилка, пни; окраины болот, кочки; крыши старых строений.

C. cervicornis (Ach.) Flot. Сосновые боры, подстилка.

C. chlorophaea (Flörke ex Sommerf.) Spreng. Смешанные леса; сосновые боры, валежины.

C. ciliata Stirt. Сосновые, сосново-еловые боры, пни, подстилка.

C. coniocraea (Flörke) Spreng. Смешанные леса, валежины; вырубки, пни.

C. cornuta (L.) Hoffm. Сосновые боры, поляны, обочины дорог, почва.

C. crispata (Ach.) Flot. Сосновые, сосново-еловые боры, почва, подстилка, пни; березняки, почва.

C. decorticata (Flörke) Spreng. Смешанные леса, валежины, почва; вырубки, пни; старые строения.

C. deformis (L.) Hoffm. Смешанные леса, береза, валежины; сосново-еловые леса, пни; березняки, почва; края болот, почва.

C. digitata (L.) Hoffm. Сосновые, сосново-еловые боры, подстилка, обочины дорог, пни.

C. fimbriata (L.) Fr. Ольшаники, ольха, ивняки, ива трехтычинковая; пойменные дубравы, дуб; края болот, почва.

C. furcata (Huds.) Schrad. subsp. *furcata*. Сосновые боры, подстилка, почва; смешанные леса, почва.

C. gracilis (L.) Willd. Сосновые боры, почва, подстилка.

C. grayi G. Merr. ex Sandst. Сосновые боры, береза; края болот, почва.

C. macilenta Hoffm. subsp. *macilenta*. Сосновые, сосново-еловые боры, подстилка, почва, пни; смешанные леса, валежины; крыши старых построек.

C. macilenta subsp. *floerkeana* Fr. Березняки, почва; крыши старых построек.

C. peziziformis (With.) J. R. Laundon. Сосновые боры, почва, валежины; субори, комель дуба; пойменные дубравы, валежины.

C. phyllophora Hoffm. Сосново-еловые боры, почва; края болот, песчаные бугры.

C. pleurota (Flörke) Schaer. Пос. Пролетарский, крыши сараев.

C. polydactyla (Flörke) Spreng. Сосновые боры, береза, подстилка, почва.

C. pyxidata (L.) Hoffm. Сосновые боры, почва, подстилка.

C. ramulosa (With.) J. R. Laundon. Сосновые боры, почва; пойменные дубравы, липа, почва; березняки, почва.

C. rangiferina (L.) Weber ex F. H. Wigg. Сосновые боры, почва; смешанные леса, подстилка; березняки, подстилка; вырубки, почва.

C. rei Schaer. Сосновые боры, сосна.

C. scabriuscula (Delise in Duby) Nyl. Сосновые боры, подстилка, почва; края болот, песчаные бугры.

C. subrangiformis Sandst. Сосновые боры, почва.

C. sulphurina (Michx.) Fr. Хвойные леса, почва.

C. turgida Hoffm. Хвойные леса, подстилка.

C. uncialis (L.) Weber ex F. H. Wigg. Сосновые боры, подстилка, почва; березняки, почва, подстилка.

Evernia Ach.

E. furfuracea Mann. Сосновые боры, сосна, береза; дубравы, дуб; пос. Пролетарский, ива белая.

E. mesomorpha Nyl. Сосновые боры, береза; дубравы, дуб; смешанные леса, ель.

E. prunastry (L.) Ach. Ивняки, ива пятитычинковая; дубравы, дуб; ольшаники, ольха.

Flavoparmelia Hale

F. caperata (L.) Hale. Пойменные дубравы, крона дуба; ольшаники, ольха.

Graphis Adans.

G. scripta (L.) Ach. Дубравы, липа, клен; ясеневники, ясень; орешники, лещина.

Heterodermia Trevis.

H. speciosa (Wulfen in Jacq.) Trevis. Смешанный лес, ива ломкая; крыши старых строений, кв. 10.

Hypocenomyce M. Choisy

H. scalaris (Ach.) M. Choisy. Вырубки, гари, пни, валежины.

Hypogymnia (Nyl.) Nyl.

H. physodes (L.) Nyl. Во всех типах леса, на различных древесных породах и старых постройках.

H. tubulosa (Schaer.) Hav. Сосновый бор, сосна; старые постройки, кв. 10.

Imshaugia S. L. F. Meyer

I. aleurites (Ach.) Meyer. Сосновые боры, сосна; вырубки, пни.

Lecanora Ach.

L. allophana Nyl. (incl. f. *sorediata* Nyl. ex Vain., sic!). Субори, дуб; ивняки, ива пятитычинковая.

L. argentata (Ach.) Malme. Осинники, осина.

L. carpinea (L.) Vain. Дубравы, дуб.

L. populicola (DC. in Lam. et DC.) Duby. Смешанный лес, осина, кв. 10.

L. pulicaris (Pers.) Ach. Дубравы, дуб; пос. Пролетарский, старые изгороди, крыши.

L. scrupulosa Ach. Смешанный лес, осина, кв. 10.

L. septentrionalis H. Magn. Дубрава, одиночные дубы, кв. 52, 53.

L. varia (Hoffm.) Ach. Вырубки, сосновые пни.

Lecidella Körb. emend. Hertel et Leuckert

L. euphorea (Flörke) Hertel in Hawskw., P. James et Coppins. Осинники, смешанные леса, осина.

Lepraria Ach.

L. caesioalba (de Lesd.) J. R. Laundon. Дубравы, береза, ясень.

L. incana (L.) Ach. Пойменные дубравы, дуб; сосновые боры, сосна; мшистые ельники, ель.

Melanelia Essl.

M. elegantula (Zahlbr.) Essl. Старый сосновый бор, береза, кв. 2.

M. exasperata (De Not.) Essl. Пойменные дубравы, крона дуба, ясень.

M. exasperatula (Nyl.) Essl. Пойменные дубравы, ясень.

M. laetevirens (Flot.) Essl. Ивняки, ива пятитычинковая, ива белая; смешанные леса, дуб, липа, клен; пойменные дубравы, осина, липа, дуб.

M. olivacea (L.) Essl. Ивняки, ива пятитычинковая.

M. septentrionalis (Lynge) Essl. Пойменные дубравы, ясень.

M. subargentifera (Nyl.) Essl. Пос. Пролетарский, деревянные крыши, изгороди.

Parmelia Ach. s. str.

P. sulcata Taylor. Все типы леса, различные древесные породы; старые постройки.

Parmelina Hale

P. tiliacea (Hoffm.) Hale. Дубравы, дуб, ясень.

Parmeliopsis Nyl.

P. ambigua (Wulfen) Nyl. Сосновый бор, сосна, кв. 2; старые постройки.

P. hyperopta (Ach.) Arnold. Сосновые, сосново-еловые боры, сосна.

Peltigera Willd.

P. canina (L.) Willd. Пойменный смешанный лес, комель дуба, валежины.

P. horisontalis (Huds.) Baumg. Мшистый ельник, комель осины, валежины, кв. 1.

P. polydactyla (Neck.) Hoffm. Пойменная дубрава, замшелый поваленный дуб, кв. 104.

P. polydactyloides Nyl. Смешанный лес, основание осины, кв. 2.

P. rufescens (Weiss.) Humb. Сосновый бор, поляны, на почве среди мха, кв. 99.

P. scabrosa Th. Fr. Липовый лес с елью, комель липы, кв. 13.

P. venosa (L.) Hoffm. Пойменная дубрава, замшелый поваленный дуб, кв. 104.

Pertusaria DC. in Lam. et DC.

P. albescens (Huds.) M. Choisy et Werner in Werner. Пойменные дубравы, дуб; ясеневники, ясень; осинники, субори, осина.

P. amara (Ach.) Nyl. Смешанные леса, дуб; ольшаник, ель.

P. coccodes (Ach.) Nyl. Дубравы, смешанные леса, дуб; сосновые боры, береза.

P. hemispherica (Flörke) Erichsen. Смешанные леса, валежины.

P. sommerfeltii (Sommerf.) Fr. Дубравы, осина.

Phaeophyscia Moberg

P. ciliata (Hoffm.) Moberg. Пойменные дубравы, липа; посадки сосны, осина.

P. nigricans (Flörke) Moberg. Пос. Пролетарский, крыши старых строений.

P. orbicularis (Neck.) Moberg. Смешанные леса, осина, ива ломкая.

Physcia (Schreb.) Michx.

P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Furnr. Ивняки, ива пятитычинковая; крыши старых строений.

P. stellaris (L.) Nyl. Дубравы, клен; ивняки, ива трехтычинковая, ива пятитычинковая; старые изгороди.

P. tenella (Scop.) DC. in Lam. et DC. Пойменные дубравы, клен, липа; ивняки, ива пятитычинковая, ива белая.

Physconia Poelt

P. detersa (Nyl.) Poelt. Пойменные дубравы, клен; ивняки, ива пятитычинковая.

P. distorta (With.) J. R. Laundon. Осинники, осина; пойменные дубравы, липа; ивняки, ива пятитычинковая, ива ломкая; смешанные леса, осина.

P. enteroxantha (Nyl.) Poelt. Дубравы, дуб; пойменные дубравы, дуб, ясень; ивняки, ива пятитычинковая.

P. grisea (Lam.) Poelt. Пойменные дубравы, дуб, ясень, клен, ива белая; субори, осина; крыши старых строений.

P. perisidiosa (Erichsen) Moberg. Дубравы, дуб; ясеневники, ясень.

Platismatia W. L. Culb. et C. F. Culb.

P. glauca (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb. Смешанный лес, дуб, кв. 9—10.

Pleurosticta Petr.

P. acetabulum (Neck.) Elix et Lumbsch in Lumbsch, Kothe et Elix. Ивняки, ива пятитычинковая; пойменные дубравы, дуб, осина; смешанные леса, осина.

Ramalina Ach.

R. dilacerata (Hoffm.) Hoffm. Пойменные дубравы, дуб.
R. farinacea (L.) Ach. Дубравы, клен, осина; ясеневники, ясень; субори, осина.
R. pollinaria (Westr.) Ach. Смешанные леса, дуб.
R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue. Смешанные леса, дуб.

Usnea Dill. ex Adans

U. hirta (L.) Weber ex F. H. Wigg. Ольшаники, ольха; смешанные леса, сосна, береза.
U. subfloridana Stirt. Сосновые боры, сосна; дубравы, дуб; ольшаники, ольха.

Vulpicida J.-E. Mattsson et M. J. Lai

V. pinastry (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai. Смешанные леса, сосна; сосновые боры, сосна, ель, береза.

Xanthoria (Fr.) Th. Fr.

X. elegans (Link) Th. Fr. Пос. Пролетарский, старая изгородь.
X. parietina (L.) Th. Fr. Во всех типах леса, осина, береза, ива; пни, старые строения.
X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. Дубравы, осина.

Наши исследования показали, что *Hypogymnia physodes* и *Parmelia sulcata* являются самыми распространенными видами в составе эпифитных лихеносинузий. Фоновыми видами выступают также *Pleurosticta acetabulum, Melanelia laetevirens, Evernia furfuracea, E. mesomorpha, E. prunastry, Anaptychia ciliaris, Physcia aipolia, P. stellaris, Physconia distorta, P. enteroxantha* и ряд других. Среди напочвенных видов в сосновых борах доминируют *Cladonia ciliata, C. mitis, C. furcata, C. fimbriata, C. gracilis, C. scabriuscula, C. crispata.*

Редкими для территории заповедника являются *Peltigera horisontalis, P. polydactyla, P. polydactyloides, P. rufescens, P. scabrosa, P. venosa, Hypogymnia tubulosa, Cetraria sepincola, Parmeliopsis ambigua, Platismatia glauca, Bryoria implexa, B. nadvornikiana, Heterodermia speciosa.* Так как *Platismatia glauca, Usnea subfloridana,* а также виды родов *Bryoria, Evernia, Ramalina* чувствительны к загрязнению воздуха (Trass, 1985; Лийв, 1985), их можно использовать как виды-индикаторы состояния окружающей среды в данном районе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голубкова Н. С. Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. М.—Л., 1966. 255 с.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное разделение европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976. Т. 108. № 6. С. 469—483.

Лийв С. Выбор индикационных видов эпифитных лишайников для лихеноиндикационного картирования // Грибы и лишайники в экосистеме. Тез. докл. Т. 2. Рига, 1985. С. 78—79.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971. Т. 1. 410 с.; 1975. Т. 3. 275 с.; 1978. Т. 5. 303 с.

Томин М. П. Определитель корковых лишайников европейской части СССР. Минск, 1956. 533 с.

Физико-географическое районирование Нечерноземного центра / Под ред. Н. А. Гвоздецкого, В. К. Жучковой. М., 1963. 450 с.
Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.
Esslinger T. L. A chemosystematic revision of the brown *Parmelia* // Journ. Hattori Bot. Lab. 1977. N 42. P. 1—211.
Hale M. E. A monograph of the lichen genus *Parmelia* Acharius // Smithson. Contrib. Bot. 1987. N 66. 55 p.
Moberg R. The lichen genus *Physcia* and allien genera in Fennoscandia // Symb. Bot. Ups. 1977. Vol. 22. P. 1—108
Nowak J., Tobolewski Z. Porosty Polskie. Polska Akad. Nauk. Krakov, 1975. 1177 p.
Poelt J. Classification // Lichens. New York, London, 1973. P. 599—632.
Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund, Sweden, 1993. 240 p.
Trass H. Classes of lichen polytolerance and ecological monitoring // Problems of ecological monitoring and ecosystem modelling. Leningrad, 1985. Vol. 7. P. 122—137.

Сахалинский ботанический сад
ДВО РАН
Южно-Сахалинск

Получено 5 IX 1994

SUMMARY

The list of the lichens containing 116 species from 36 genera and 16 families is presented for the first time. The dominant and rare species of the reserve are noted. Also mentioned are species which may serve markers of the environmental conditions in the Bryansk Region.

УДК 582.662(479.2) : 576.2

Ж. А. Акопян

БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ТРИБЕ *SALSOLEAE* (*CHENOPODIACEAE*) ЮЖНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

J. A. AKOPIAN. BIOMORPHOLOGICAL ANALYSIS OF THE DIAGNOSTIC FEATURES IN THE TRIBA *SALSOLEAE* (*CHENOPODIACEAE*) IN SOUTH TRANSCAUCASIA

Приведены биолого-морфологическая характеристика диагностических признаков, имеющих как ведущее, так и вспомогательное значение, а также характеристика форм роста, особенностей прорастания, цветения, опыления и плодоношения на протяжении всего онтогенеза галофитов трибы *Salsoleae* Южного Закавказья. Произведена переоценка признаков, используемых в таксономии, и выделены устойчивые систематические признаки, которые в комплексе с биоморфологическими признаками дают полную характеристику видам и позволяют разграничивать близкие виды.

Многочисленные механизмы адаптации к аридным условиям существования, необычайный полиморфизм и сильная онтогенетическая изменчивость, сопровождающаяся длительностью и многообразием протекания отдельных этапов онтогенеза у видов трибы *Salsoleae* C. A. Mey., создают определенные трудности для систематической оценки того или иного признака. Детальные биоморфологические исследования видов растений в процессе их онтогенеза позволяют уточнить характер и границы изменчивости вегетативных и генеративных органов, а также изменчивости видовых признаков и выделить устойчивые признаки для использования в систематике.

Материал и методика

Объектами исследования послужили однолетние и многолетние виды из родов *Climacoptera* Botsch., *Girgensohnia* Bunge, *Halanthium* C. Koch, *Halotic* Bunge, *Halimocnemis* C. A. Mey., *Noaea* Moq., *Petrosimonia* Bunge, *Salsola* L., *Seidlitzia* Bunge.

Наблюдения проводили как в культуре в Ботаническом саду НАН Армении, так и в природе на участках с псаммофитной растительностью кучевых песков, эфемерово-галантиевой растительностью гипсоносных красных и желтых глин и галофитной растительностью солончаков Араратской равнины. Начиная с момента прорастания семян, периодически наблюдали за изменениями, происходящими в строении органов растений, за динамикой и особенностями роста. Изучены гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Института ботаники НАН Армении, Ереванского государственного университета. В исследовании широко применялся сравнительно-морфологический метод.

Результаты и их обсуждение

Положение зародыша, скрученного в вертикальной или горизонтальной плоскости, является одним из ведущих диагностических признаков в семействе маревых (Ulbrich, 1934; Ильин, 1936). Однако при изучении растений в онтогенезе оказалось, что положение зародыша в семени не всегда выступает как признак константный и должно оцениваться в комплексе с другими признаками в зависимости от их таксономической значимости. Так, В. П. Бочанцевым (1956) на примере *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch. было описано явление образования в пределах одного растения семян как с вертикально, так и с горизонтально расположенными зародышами. Это объяснялось воздействием на зародыш в разной степени разрастающихся и твердеющих ко времени плодоношения листочков околоцветника. В результате этого воздействия изначально горизонтально расположенный зародыш принимает у нижних цветков вертикальное положение, у средних цветков он расположен косо, а у верхних остается в горизонтальном положении, поскольку в верхнем ярусе листочки околоцветника к концу онтогененеза почти не изменяются. О наличии и вертикального, и горизонтального расположения зародыша в семени в роде *Suaeda* Forssk ex Scop. писал еще G. Volkens (1899), высказав при этом предположение, что это зависит от происхождения данных плодов от обоеполых или однополых цветков, наличие которых на одной особи свойственно роду *Suaeda*. Существование вертикально расположенных зародышей с примесью горизонтальных отмечали также у семян *S. altissima* (L.) Pall. Т. Н. Витович (1934) и М. М. Ильин (1936).

Изменения ориентации зародыша по отношению к оси цветка наблюдались нами при исследовании биологических особенностей *Seidlitzia florida* (Bieb.) Bunge. Следует отметить, что во всех флористических сводках и определителях для *S. florida* приводится 1 цветок в пазухах листьев, на самом же деле закладывается соцветие из 3 (4) цветков и, как правило, все 3 цветка нормально развиваются. Лишь в редких случаях окончательного развития достигает только 1 цветок. Центральный цветок в соцветии обычно крупнее 2 других. В период плодоношения, когда видоизменяются (разрастаются, твердеют) листочки околоцветника, развивающийся центральный плод сдавливает боковые, меняя таким образом положение зародыша. Аналогичное воздействие оказывают боковые цветки на центральный в начале формирования семени; в то время, когда листочки околоцветника, защищающие центральный цветок, недостаточно твердые, зародыш располагается косо по отношению к оси цветка, по мере же их затвердевания в зрелых семенах он принимает горизонтальное положение.

Величина крыльев при плодах — также один из основных систематических признаков — варьирует как в онтогенезе, так и в пределах популяций у разных

особей. При плодах на листочках околоцветника развиваются крыловидные выросты (твердые или перепончатые) в числе 5—3 (2); у некоторых видов крыловидные выросты не развиваются (*Petrosimonia*). Для большинства видов характерно явление гетерокарпии. Почти у всех изученных нами видов в трибе *Salsoleae* к концу периода плодоношения наряду с нормальными формируются плоды с рудиментарными крыльями, а иногда бескрылые. Таким образом, величина крыльев при плодах лишь у некоторых видов может служить в качестве диагностического признака. При этом следует учитывать, что связь формы с размером крыльев (два широких округлых крыла и одно узкое, или три широких крыла и два узких) в пределах вида всегда постоянна.

Как свойственно видам с длительным периодом цветения (общая продолжительность от 3.5 до 4 месяцев), которое характеризуется акропетальной последовательностью раскрывания цветков, у всех представителей трибы в пределах одной особи наблюдаются неоднородные семена. Они различаются по величине зародыша и его цвету (зеленые, желтоватые), а также по сохранению всхожести. Зародыш хлорофиллоносный. Примечательно, что еще на материнском растении в зародыше развиваются первые зачатки листьев. В связи с этим важное диагностическое значение приобретает такая особенность строения, как количество зачатков «настоящих» листьев в почечке зародыша, — признак, строго постоянный для однолетних видов. У однолетних видов в трибе наблюдаются семена, в почечках зародышей которых формируются зачатки первых листьев в числе: двух (*Halanthium rarifolium* C. Koch, *Salsola australis* R. Br., *S. soda* L., *S. tamamschjanae* Iljin), четырех (*Halanthium kulpianum* (C. Koch) Bunge, *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *P. glauca* (Pall.) Bunge, *Halotis pilifera* (Moq.) Botsch.), семи (*Salsola nitraria* Pall., *Girgensohnia oppositiflora* (Pall.) Fenzl), девяти (*Climacoptera crassa*).

В процессе эволюции в цветке галофитов возникли тонкие механизмы выдвижения рылец и пыльников из околоцветника путем регуляции темпов роста тычиночных нитей, пыльников (связника) и придатка на пыльниках, роста рылец и столбиков, а также долей околоцветника и прицветничков. Для подавляющего большинства видов характерна ярко выраженная протерогиния. Так, у *Salsola australis* выдвигание рылец продолжается до 144—156 ч, у *S. tamamschjanae* и *Petrosimonia brachiata* — 84 (96) ч, у *Salsola dendroides* Pall., *S. nodulosa* (Moq.) Iljin — 120—144 ч, у *S. glausa* Bieb. (=*Aellenia glauca* (Bieb.) Aell.) раскрывание и функционирование цветка длятся 52—54 ч, рыльцевая фаза не выражена. В популяциях *S. nitraria* произрастает 2 типа качественно различающихся особей: 1) обоеполые (с функционирующими тычинками и пестиками) и при этом протерогиничные; 2) функционально однополые (пестичные) с нормально развитыми пестиками и рудиментарными тычинками (иногда пыльники формируются, но тем не менее не функционируют). В протерогиничных обоеполых цветках *S. nitraria* рыльцевая фаза менее длительна и составляет 30—34 ч, в то время как в однополых, пестичных цветках выставление рылец длится 72—96 ч. Рыльцевая фаза у *Climacoptera crassa* лишь незначительно опережает тычиночную, рыльца выставляются на 0.4—0.5 мм. Несмотря на подвижность сочленения с тычиночной нитью, все пыльники интрорзные, морфологические особенности цветка указывают на возможность самоопыления. У *Halanthium rarifolium* рыльцевая фаза продолжается до 60 ч. У большинства изученных видов рыльца максимально экспонируются в период между 13(14) и 15(16) часами дня, что приурочено ко времени максимального пыления в других цветках. Выдвигание пыльников протандрического цветка *Seidlitzia florida* происходит в течение 46—48 ч, пыление приурочено к 14—15 часам дня.

При распускании цветка видов трибы *Salsoleae* листочки околоцветника расходятся незначительно, а нередко плотно сомкнутые парными прицветничками не расходятся, что затрудняет экспонирование рылец и пыльников. Изме-

ТАБЛИЦА 1

Формы и способы опыления галофитов в трибе *Salsoleae*

Виды	Форма опыления	Перенос пыльцы
Climacoptera crassa	Ксеногамия, гейтеногамия (возможна аутогамия)	Ветром и насекомыми Nomioides minutissima
Girgensohnia oppositiflora	Ксеногамия и гейтеногамия, клейстогамия или полуклейстогамия	Ветром
Halanthium kulpianum	Ксеногамия и гейтеногамия	»
H. rarifolium	То же	Ветром и насекомыми
Noaea mucronata	Ксеногамия, гейтеногамия, аутогамия	То же
Petrosimonia brachiata	Ксеногамия и гейтеногамия	Ветром
P. glauca	То же	»
Salsola australis	Ксеногамия, гейтеногамия, аутогамия, клейстогамия	»
S. cana	Ксеногамия, гейтеногамия, аутогамия	Ветром и насекомыми
S. dendroides	Ксеногамия, гейтеногамия	Ветром
S. glauca	Ксеногамия, гейтеногамия, аутогамия	Ветром и насекомыми
S. nitraria	Ксеногамия и гейтеногамия	Ветром
S. nodulosa	То же	»
S. tamamschjanae	Ксеногамия, гейтеногамия, аутогамия, клейстогамия	»
S. tomentosa	Ксеногамия, гейтеногамия (возможна аутогамия)	»
Seidlitzia florida	Ксеногамия и гейтеногамия	Ветром и насекомыми Nomioides minutissima

нение соотношения длины прицветничков и прицветных листьев в онтогенезе, изменение величины частей цветка на различных этапах роста и развития цветка, строение пыльника и ориентация его по отношению к вертикальной оси цветка обусловливают формирование различных механизмов распускания цветка. Дифференциальным ростом частей цветка объясняется развитие своеобразных механизмов его опыления и раскрывания, нередко существенно различающихся у систематически близких видов. В период бутонизации и цветения путем саморегуляции темпов роста тычиночных нитей, пыльников и придатка на пыльниках, роста рылец по отношению к столбику и долям околоцветника создаются условия для осуществления тех или иных биологических приспособлений (дихогамия — протерогиния, протероандрия, жесткий или подвижный способ прикрепления связников к тычиночным нитям и как следствие этого — интрорзная, латрорзная или экстрорзная ориентация пыльников в момент пыления), устанавливаются различные формы опыления (табл. 1).

В литературе неоднократно отмечалось большое значение для систематики придатка на пыльниках, представляющего собой разросшийся связник. Пузыревидно вздутые, грибообразные или округло-яйцевидные придатки характерны для *Halanthium rarifolium* и *H. kulpianum*, *Halotis pilifera*, *Climacoptera crassa*. Ланцетные, заостренные, сидячие, почти равные по размерам пыльнику придатки характерны для *Salsola cana* C. Koch и *S. tomentosa* (Moq.) Spach. Небольшой островатый, треугольный плотный придаток наблюдается на пыльниках у *Noaea mucronata* (Forsck.) Aschers. et Schweinf. У остальных видов придатки бугорчатые, плоские, до 0.2—0.4 мм в диаметре, точечные (*Salsola tamaschjanae, S. dendroides, S. ericoides* Bieb., *S. nodulosa*) или треугольные —

трехзубчатые, как у видов *Petrosimonia*; у *Salsola australis* и *S. glauca* придатки почти незаметны. Размеры, форма и окраска придатков нередко варьируют (как, например, у *Halanthim kulpianum, Climacoptera crassa, Salsola tomentosa, S. cana*).

Соотношение длины пыльников с длиной связника играет важную роль в механизмах раскрывания цветка и опыления, поэтому может служить не только систематической, но и важной биолого-морфологической характеристикой вида. У исследованных видов длина связника изменяется от 1/3 длины до 3/4 длины пыльника. Чаще всего она составляет 1/2 (или незначительно более того) длины пыльника. Было замечено, что даже малейшие отклонения от характерной для длины связника величины являются индикатором развития новых особенностей распускания и опыления цветка (а иногда замены одного механизма другим).

В процессе развития цветка изменяется длина тычиночных нитей, обычно перед функционированием пыльников в течение 1—3 дней они удлиняются почти вдвое. Как правило, максимальная длина тычиночных нитей для отдельных видов варьирует незначительно, если учитывать ее после завершения функционирования и опадения пыльников. В то же время довольно часты случаи присутствия в одном цветке тычиночных нитей разной длины (как, например, у *Seidlitzia florida, Halanthium kulpianum, Salsola australis* и др.). Нередко развиваются стаминодии. Интересный пример этого — появление функционально-пестичных цветков у *Salsola dendroides, S. nodulosa, S. ericoides, S. nitraria*. Тычинки в этих цветках максимально стерилизуются, иногда же на верхушках пяти стерильных выростов развивается рыльцевая поверхность. В таких пестичных цветках наблюдаются трехлопастные рыльца вместо характерных двулопастных.

Отношение длины рылец к длине столбика, как правило, величина постоянная для вида, но иногда встречаются вариации, как, например, у *Halanthium kulpianum* и *Salsola tamamschjanae*.

Необходимо также обращать внимание на форму верхушки долей околоцветника. Несмотря на склонность к изменчивости, признак этот иногда выступает как единственно константный при разграничении видов. Так случилось с видами *S. tamamschjanae* (узколокальный эндемик Южного Закавказья) и *S. australis* (широко распространенный вид), которые по признакам, предложенным для их разграничения (величина крыльев при плодах, соотношение длины столбика и длины рылец, окраска растения), нередко практически не различаются. Основной диагностический признак для них — форма верхушки листочков околоцветника, у *S. tamamschjanae* она всегда заостренная, а у *S. australis* — округлая с небольшими зубчиками.

Почти всегда постоянна у изученных видов и поэтому имеет систематическое значение форма прицветничков. Важным дополнительным признаком является соотношение длины прицветничков и прицветных листьев.

При использовании в систематике морфологических признаков вегетативных органов следует обращать внимание на то, что у растений наблюдается полиморфизм (диморфизм) всходов, изменяются в больших пределах высота растения, характер ветвления (моноподиальное и симподиальное) и листорасположение (супротивное и очередное).

При характеристике опушения (табл. 2) на вегетативных органах необходимо различать наличие волосков: белых длинных мягких и коротких жестких; двуконечных прикрепленных посередине; звездчатых. Необходимо также учитывать уменьшение степени опушения к концу онтогенеза. Нередко растения, густо опушенные при прорастании, к концу цветения—началу плодоношения оказываются совершенно голыми (*Salsola dendroides, S. nodulosa, S. cana, S. futilis* Iljin, *S. tomentosa*).

Прорастание семян галофитов трибы *Salsoleae* начинается в конце февраля—начале марта. Появление первых всходов приурочено к самому влажному

ТАБЛИЦА 2

Морфологические особенности проростков некоторых видов в трибе *Salsoleae*

Виды	Признак					
	семядоли	длина гипокотиля, см	эпикотиль	первые листья (число, длина, форма)	окраска	опушение
Climacoptera crassa	8(10) мм дл., 2.5 мм шир., остроланцетные	1.5(1.7)—3.0(3.5)	Не развит	9; первые 4 до 7.5 мм	Красноватые (буровато-зеленые)	Густое шерстистое, длинными белыми волосками
Halanthium kulpianum	9 мм дл., 2.8(3) мм шир., ланцетные	3.0(3.5)	То же	4; 1.8—2.2 мм; цилиндрические	Красноватые, светло-зеленые	Густое, длинными многоклеточными волосками
H. rarifolium	4(6) мм дл., 2.5(2.8) мм шир., ланцетные	2.8(3)	»	2; 3.8(4) см; тупые, цилиндрические	Винно-красные (буровато-зеленые)	Длинными мягкими волосками
Petrosimonia brachiata	5.2 мм дл., 1 мм шир., ланцетные	1.3(1.6)	»	4; до 10 мм	Красноватые (буро-зеленые)	Двуконечными, прикрепленными серединой волосками
P. glauca	4.8 мм дл., 1 мм шир., ланцетные	2.1	»	4; 0.5—0.7 см	Красновато-зеленые, красновато-винные	То же
Salsola australis	2.5 см дл., 1.1 мм шир., линейные, без остроконечий	0.5(0.7)—2.0	»	2; 1.8(2.3) см; с остроконечиями	Ярко-винные, красноватые-зеленые	Зубцевидными, короткими волосками
S. glauca (=*Aellenia glauca*)	10—12 мм дл., 0.8 мм шир., линейные	3.0	»	6; линейные, с мягкими остроконечиями	Ярко-зеленые	Отсутствует
S. nitraria	5—7 мм дл., 1 мм шир., ланцетные	1(1.2) см дл.	»	7; 2—3 мм; нитевидные	Ярко-винные, буровато-винные	Густое войлочное, длинными белыми волосками
S. nodulosa	4.8—5 мм дл., 2.2 мм шир., ланцетные	10 мм дл.	»	6; до 2 мм; нитевидные	Темно-зеленые	Густое, длинными белыми волосками
S.. tamamschjanae	0.5(0.8)—1 см дл., 0.5 мм шир., шиловидные	2 см дл.	»	2; 2(3) см	Желтовато-зеленые	Зубцевидными волосками только вдоль центральной жилки и пленчатого края
S. tomentosa	6—7 мм дл., 1.1 мм шир., узколанцетные	2.2 см дл.	»	6; 3—4 мм дл.	Зеленые, красноватые-зеленые	Густыми белыми волосками
Seidlitzia florida	6—7 мм дл., 0.3—0.5 мм шир., шиловидные	0.8—10(15) мм дл.	»	2; 1.5—2 см дл., 0.5—0.8 см шир., яйцевидно-удлиненные	Буровато-красные, ярко-зеленые	Отсутствует

и холодному времени весны. При прорастании рост замедлен, в течение 1—1.5(2.5) месяцев листья остаются прикорневыми. Отдельные виды по темпам роста проростков различаются весьма незначительно. Прорастание характеризуется относительно быстрым ростом семядолей, гипокотиля и замедленным ростом эпикотиля. Некоторые морфологические признаки, характеризующие проростки в начальный период развития, представлены в табл. 2.

Оба типа ветвления — моноподиальное и симподиальное — могут встречаться в пределах одного вида. Сочетание и переход моноподиального ветвления в симподиальное обусловливают развитие к концу онтогенеза структуры почти шаровидной формы. У всех видов развитие главной оси в той или иной мере угнетается. В онтогенезе многих видов наблюдается ранний переход от моноподиального ветвления к симподиальному, причем наиболее мощное развитие получают первые 2(4—6) супротивных побега. Как правило, в популяциях однолетников наряду с растениями, ветвящимися симподиально, встречается определенный процент растений с моноподиальным ветвлением. Моноподиальное ветвление характерно для 1-го года жизни галофильных кустарничков и полукустарников. После формирования побегов II порядка прирост главного побега не ослабевает. И лишь осенью после образования спящих почек в основании побега и зимующих почек моноподиальный рост ослабевает и верхушки побегов I и II порядков 1-го года жизни частично отмирают. Каждый год в силу воздействия неблагоприятных экологических факторов определенный процент растений заканчивает онтогенез в фазе неразветвленного стебля. На 2-й и последующие годы онтогенеза наблюдается сочетание моноподиального и симподиального ветвления: мощные побеги, формирующие структуру кустарника, развиваются по симподиальному типу, а однолетние побеги, выполняющие функцию генеративных, — по моноподиальному типу.

Таким образом, морфологические признаки вегетативных органов видов трибы *Salsoleae* следует использовать в качестве дополнительных, учитывая характер листорасположения и ветвления к концу онтогенеза. При изучении многолетников необходимо принимать во внимание характеристику однолетних побегов.

Обзор диагностических признаков, наиболее часто используемых в систематике *Salsoleae*, указывает на необходимость изучения морфологических признаков в онтогенезе. При изучении растений на уровне вида их биоморфологическая характеристика, помогая выделить признаки, ценные для систематики, нередко приобретает решающее значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочанцев В. П. Два рода из семейства маревых // Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., 1956. С. 108—118.

Витович Т. Н. Материалы к изучению цветения и плодоношения солянок // Тр. АзОЗФАН. 1934. С. 103—145.

Ильин М. М. Семейство LIII. Маревые // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 6. С. 955.

Ulbrich E. Chenopodiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1934. 2 Aufl. Bd 16.

Volkens G. Chenopodiaceae // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1899. Bd 3. H. 1.

Институт ботаники НАН
Республики Армения
Ереван

Получено 15 VI 1995

SUMMARY

The biomorphological characters having leading and subsidiary diagnostic meaning, as well as the growth forms, seed germination, flowering, pollination and fructification of the halophytes in the triba *Salsoleae* of South Transcaucasia are described. The revaluation of characters of taxanomic importance is made, in the complex of biomorphologic features it shows full characteristics of the species and enables to differentiate the species close related. The stable systematic characters which in combination with biomorphological ones present complete description of the species and allows to separate closely relatel species are noted.

УДК 581.527.7 : 581.9 (470.23)

В. И. Попов

АНАЛИЗ АДВЕНТИВНОГО ЭЛЕМЕНТА ФЛОРЫ САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО МОРСКОГО ПОРТА

V. I. POPOV. ANALYSIS OF ADVENTIVE ELEMENT IN THE FLORA OF THE ST. PETERSBURG SEA HARBOUR AREA

Проведенное в 1992—1993 гг. флористическое изучение территории Санкт-Петербургского морского порта позволило выявить 98 видов адвентивных растений (список приводится). Из них по степени натурализации 47.5 % эфемерофитов. Около половины (46.1 %) заносных растений составляют древнесредиземноморские виды. Ведущими по числу адвентивных видов являются семейства *Poaceae, Brassicaceae, Asteraceae*.

В последнее время в нашей стране возрос интерес к проблеме влияния человеческой деятельности на растительный покров. Появилось большое количество публикаций по изучению растений, тяготеющих к нарушенным местообитаниям. В сообществах, которые складываются на рудеральных местах и ж.-д. насыпях, сосуществуют как местные (аборигенные) виды, так и занесенные (адвентивные). Последние заслуживают особого внимания, так как некоторые из них, пройдя натурализацию, смогут стать постоянным компонентом флоры данной территории.

В Ленинградской обл. одним из крупных источников поступления адвентивных видов является Санкт-Петербургский морской порт. Стоит отметить, что о флоре морских портов в России (и в бывшем СССР) имеются только отрывочные сведения, касающиеся проникновения через них некоторых адвентивных сорняков, например представителей рода *Amaranthus* (Буянкин, 1974, 1977). В настоящее время нам известна лишь одна полная сводка по «Синантропной флоре морских портов Северного Приазовья» (Гумеч, 1989). За рубежом, например в Англии, еще в начале XIX в. внимание ботаников было привлечено к видам, завозимым кораблями (Ballantyne, 1971). Первым исследователем, представившим подробный список видов флоры порта Жювеналь, был A. Thellung (1912). Сейчас имеются публикации по флоре морских портов США (Sandwith, 1932), Англии (Wade, Smith, 1924), Норвегии (Ouren, 1987), Финляндии (Suominen, 1979; Kääntönen, Lahtonen, 1982), Польши (Misiewicz, 1985).

Флористическое изучение Санкт-Петербургского морского порта, проведенное нами в 1992—1993 гг. (Попов, 1993, 1994), позволило выявить 98 видов заносных растений. Среди них 88 непреднамеренно занесенных (ксенофитов) и 10 дичающих (эргазиофигофитов). В результате проведенной классификации по степени натурализации (по: Игнатов и др., 1990) оказалось, что среди них

преобладают эфемерофиты — 47.5 %, колонофитов было отмечено 20.5 %, гемиэпекофитов — 20.5%, голоэпекофитов — 11.5 %.[1]

При анализе жизненных форм собранных видов выяснилось, что 85.2 % из них — травянистые растения с коротким жизненным циклом (одно-малолетники), многолетних трав лишь 14.8 %. Более половины (56.1 %) видов распределено по 3 семействам: *Poaceae* (31.6 %), *Brassicaceae* (15.3 %), *Asteraceae* (9.2 %).

Географический анализ адвентивной флоры порта, проведенный по типам и классам ареалов (по: Туганаев, Пузырев, 1988), показал, что ее основу составляют древнесредиземноморские виды (46.1 %). Это связано с их широким распространением по всему миру в связи с экспортом зерновых, а также с обилием в средиземноморье однолетних трав. Высокий процент заносных видов, выходцев из древнесредиземноморского региона, уже отмечался в адвентивной флоре Белоруссии и Удмуртии (Третьяков, 1988, 1990; Туганаев, Пузырев, 1988).

Следует отметить, что лишь небольшая часть заносных растений способна к дальнейшей натурализации и может устойчиво войти в состав природной флоры Ленинградской обл. Большинство найденных видов только временно удерживается в местах заноса или расселяется по нарушенным местообитаниям. Наиболее способными к натурализации в наших условиях видами являются:

1) выходцы из умеренного пояса Северного полушария — североамериканские виды *Epilobium adenocaulon*, *E. rubescens*, *Oenothera biennis*, *Lepidium densiflorum*; западноевропейские виды *Polygonum bellardii*, *Erucastrum gallicum*; степные и лесостепные виды *Berteroa incana*, *Sisymbrium loeselii*, *Salsola tragus*; среднеазиатский вид *Impatiens parviflora*;

2) выходцы из древнесредиземноморского региона — *Lolium perenne*, *L. multiflorum*, *Sisymbrium altissimum*, *Bunias orientalis*;

3) виды-гемикосмополиты — *Setaria glauca*, *S. viridis*, *Amaranthus retroflexus*.

Наряду со ставшими обычными на нарушенных местообитаниях заносными видами нами были найдены новые и редкие, а также были собраны 2 карантинных сорняка: *Ambrosia artemisiifolia, Solanum triflorum*.

Таким образом, заносные растения, проникающие через Санкт-Петербургский порт, могут постоянно увеличивать биоразнообразие отдельных урбанизированных территорий города.

В заключение приводим полный список адвентивных видов, собранных на территории порта (включая виды, опубликованные ранее; Попов, 1993, 1994). Звездочкой отмечены редкие виды, имеющие единичные местонахождения на территории Ленинградской обл.

Poaceae Barnh: *Aegilops cylindrica* Host, *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv., *Avena fatua* L., *A. sativa* L., *Alopecurus myosuroides* Huds., *Anisantha diandra* (Roth) Tutin, *A. sterilis* (L.) Nevski, *A. tectorum* (L.) Nevski, *Bromus commutatus* Schrad., *B. japonicus* Thunb., *B. racemosus* L., *Ceratochloa cathartica* (Vahl) Herter, *Elymus sibiricus* L., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Hordeum distichon* L., *H. vulgare* L., *H. jubatum* L., *Lolium multiflorum* Lam., *L. perenne* L., **L. persicum* Boiss. et Hohen, *L. rigidum* Gaudin, *Panicum miliaceum* L., *Phalaris paradoxa* L., *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl, *P. hauptiana* V. Krecz., *Setaria glauca* (L.) Beauv., *S. viridis* (L.) Beauv., *S. pycnocoma* (Steud.) Henrard ex Nakai, *Triticum aestivum* L., *T. durum* Desf.

Commelinaceae R. Br.: **Commelina communis* L.

Asparagaceae Juss.: *Asparagus officinalis* L.

Polygonaceae Juss.: *Fagopyrum esculentum* Moench., *F. tataricum* (L.) Gaertn., *Polygonum bellardii* All., **Rumex triangulivalvis* (Danser.) Rech. f.

[1]Эфемерофиты — виды, не удерживающиеся подолгу в местах заноса, не дающие самосева; колонофиты — виды, натурализовавшиеся только в местах заноса; эпекофиты — виды, натурализовавшиеся в местах заноса и распространяющиеся в каком-либо одном типе местообитаний; агриофиты — виды, освоившие весь спектр вторичных местообитаний и проникающие в естественные фитоценозы.

Chenopodiaceae Vent.: *Atriplex nitens* Schkuhr., *A. tatarica* L., *Kochia scoparia* (L.) Schrad., *Salsola tragus* L. (*S. australis* R. Br.), *S. collina* Pall.

Amaranthaceae Juss.: *Amaranthus albus* L., *A. retroflexus* L., *A. blitoides* S. Wats., *A. graecizans* L.

Caryophyllaceae Juss.: *Gypsophila perfoliata* L., *Saponaria officinalis* L.

Ranunculaceae Juss.: *Ranunculus sardous* Crantz.

Papaveraceae Juss.: *Eschscholtzia californica* Cham., *Glaucium corniculatum* (L.) J. Rudolph, *Papaver dubium* L., *P. rhoeas* L.

Brassicaceae Burnett: *Berteroa incana* (L.) DC., *Brassica juncea* (L.) Czern., *B. napus* L., *Bunias orientalis* L., *Camelina microcarpa* Andrz., *C. pilosa* (DC.) N. Zing., **Chorispora tenella* (Pall.) DC., *Erucastrum gallicum* (Willd.) O. E. Schulz., **Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss., *Lepidium neglectum* Thell., *L. campestre* (L.) R. Br., *L. densiflorum* Schrad., **Rapistrum rugosum* (L.) All., **Sisymbrium orientale* L., *S. altissimum* L., *S. loeselii* L.

Resedaceae S. F. Gray: *Reseda lutea* L.

Rosaceae Juss.: *Potentilla supina* L. subsp. *costata* Soják.

Fabaceae Lindl.: *Medicago sativa* L.

Geraniaceae Juss.: *Geranium divaricatum* Ehrh., *G. sibiricum* L.

Linaceae S. F. Grav: *Linum usitatissimum* L.

Euphorbiaceae Juss.: *Euphorbia waldsteinii* (Sojak) Czer.

Balsaminaceae A. Rich.: *Impatiens parviflora* DC.

Malvaceae Juss.: **Abutilon theophrasti* Medik., *Lavatera thuringiaca* L.

Onagraceae Juss.: *Epilobium adenocaulon* Haussn., *E. rubescens* Rydb., *Oenothera biennis* L.

Apiaceae Lindl.: **Coriandrum sativum* L.

Primulaceae Vent.: *Anagallis arvensis* L.

Solanaceae Juss.: **Datura stramonium* L., *Solanum triflorum* Nutt.

Scrophulariaceae Juss.: *Veronica persica* Poiz.

Rubiaceae Juss.: **Sherardia arvensis* L.

Cucurbitaceae Juss.: *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray.

Asteraceae Dumort.: *Artemisia sieversiana* Willd., *Ambrosia artemisiifolia* L., *Aster salignus* Willd., *Chrysanthemum segetum* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Galinsoga parviflora* Cav., *Helianthus annuus* L., *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey., *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буянкин В. И. Распространение *Amaranthus albus* L. (*Amaranthaceae*) в СССР // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 864—866.

Буянкин В. И. История распространения и ареал *Amaranthus retroflexus* L. и *A. blitoides* S. Wats (*Amaranthaceae*) в СССР // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 12. С. 1779—1785.

Гумеч В. С. Синантропная флора морских портов Северного Приазовья // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 68—69.

Игнатов М. С., Макаров В. В., Чичев А. В. Конспект флоры адвентивных растений Московской области // Флористические исследования в Московской области. М., 1990. С. 5—105.

Попов В. И. Новые заносные виды сосудистых растений окрестностей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 127.

Попов В. И. О новых и редких адвентивных видах растений окрестностей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 124—128.

Третьяков Д. И. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Белоруссии // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 255—266.

Третьяков Д. И. Новые заносные виды растений во флоре Белоруссии // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 6. С. 903—910.

Туганаев В. В., Пузырев А. Н. Гемерофиты Вятско-Камского междуречья. Свердловск, 1988. 128 с.

Ballantyne G. N. Ballast aliens in South Fife, 1820—1919 // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1971. Vol. 41. Part 2. P. 125—137.

Kääntönen M., Lahtonen T. Adventive plants an Naantali harbour, southwest Finland // Mem. Soc. Fauna, Flora Fennica. 1982. Vol. 58. P. 33—37.

Misiewicz I. Investigations on the synanthropic flora of Polish sea harbours // Monogr. Bot. 1985. Vol. 67. P. 5—67.

Ouren T. Alien species introduced with soybeans to Norway // Blyttia. 1987. Bd 45. H. 4. S. 175—185.

Sandwith C. I. The adventive flora of the port of Bristol // Rep. Bot. Soc. Exch. Club. 1932. Vol. 1. N 10. P. 314—363.

Suominen J. The grain immigrant flora in Finland // Acta bot. Fen. 1979. Vol. 3. P. 1—108.

Thellung A. La flore adventice de Montpellier // Mem. Soc. Nation. Sci. Nat. Math. 1912. Vol. 38. S. 57—728.

Wade A. E., Smith R. L. The adventive flora of the port of Cardiff // Rep. Bot. Soc. Exch. Club. 1924. Vol. 1. N 7. P. 999—1029.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 X 1994

SUMMARY

Floristic investigation of the St. Petersburg sea harbour carried out in 1992—1993 allowed to reveal 98 species of adventive plants (the list is given). There are 47.5 % of ephemerophytes (by a degree of naturalization). Nearly a half (46.1 %) of adventive plants are ancient Mediterranean species. The families *Poaceae*, *Brassicaceae* and *Asteraceae* prevail by the number of the adventive species.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.275.38

К. Л. Виноградова

НОВЫЙ ПОДВИД *MAZZAELLA CORNUCOPIAE* SUBSP. *ANGUSTA* (*GIGARTINACEAE, RHODOPHYTA*) ИЗ БЕРИНГОВА И ЧУКОТСКОГО МОРЕЙ

K. L. VINOGRADOVA. THE NEW SUBSPECIES *MAZZAELLA CORNUCOPIAE* SUBSP. *ANGUSTA* (*GIGARTINACEAE, RHODOPHYTA*) FROM BERING AND CHUKCHI SEAS

Описывается новый подвид *Mazzaella cornucopiae*, обнаруженный севернее известной до сих пор границы распространения вида.

Во время работы гидробиологической экспедиции Института биологии моря ДВНЦ АН СССР на западном побережье Берингова моря в 1968 и 1970 гг. автором в нескольких пунктах был найден представитель семейства *Gigartinaceae*, который по морфологии слоевища отличался от всех известных в Тихом океане видов *Iridaea* и *Rhodoglossum*, объединенных в род *Mazzaella* в трактовке M. H. Hommersand с соавт. (1993). По строению цистокарпов и тетраспорангиев он был определен как представитель рода *Iridaea* и указывался для Берингова моря под названием *Iridaea cornucopiae* и *Iridaea* sp. (Виноградова, 1973, 1978). Кроме того, форма подобного строения была собрана Н. Е. Толстиковой в бухте Провидения в 1969 г. и Ю. Е. Петровым в Чукотском море в районе устья р. Чегитун (Чегытун, Chegitun) в 1985 г. В результате в нашем распоряжении оказался материал из разных географических пунктов, включающий в себя тетраспорофиты и женские гаметофиты с прокарпами и гонимобластами на разных стадиях зрелости, позволяющий идентифицировать его как самостоятельный подвид *Mazzaella cornucopiae* (P. et R.) Hommersand.

Изучение проводилось по гербарным образцам, хранящимся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Mazzaella cornucopiae subsp. angusta Vinogr. subsp. nov.

Frons caespitosa, cartilaginea, 3—7 cm longa, basi plana, 1—1.5 mm lata, superne 4—6 mm lata, 500—600 μm crassa, repetite 2—5-ies dichotome et digitatim ramosa, proliferans. Rami lineari-lanceolati et anguste cuneiformes. Prolificationes numerosae uliae breves, aliae ut rami principales unilateraliter digitatim et furcatim dispositae. Filamenta corticalia anticlinalia 4—8 cellularia, cellulis superficialibus 2.5—4 μm, interioribus 6—9 μm in diam.; medullaria cellulis angustis 4—7 μm latis et latiora ad 12—15 μm latis, baculiformibus ad irregulariter stellatas, anastomosantibus. Tetrasporangia cruciatim partita, 30—40 × 20—33 μm, in medulla exteriore ut ramificationes propriae catenulatae filamentorum medullarium formatae, soris a facie frondis maculas minutas vix conspicuas praebentibus, sectione longitudinali periclinariter elongatis, applanatis. Gonimoblastus involucro e filamentis medullaribus secundariis et radialibus absorbentibus formato bene evoluto circumcinctus. Carposporangia 22—40 × 15—22 μm. Cystocarpia matura hemisphaerica, ab una facie valde prominentia, applanata, ocello destituta, 1—2.5 mm in diam.

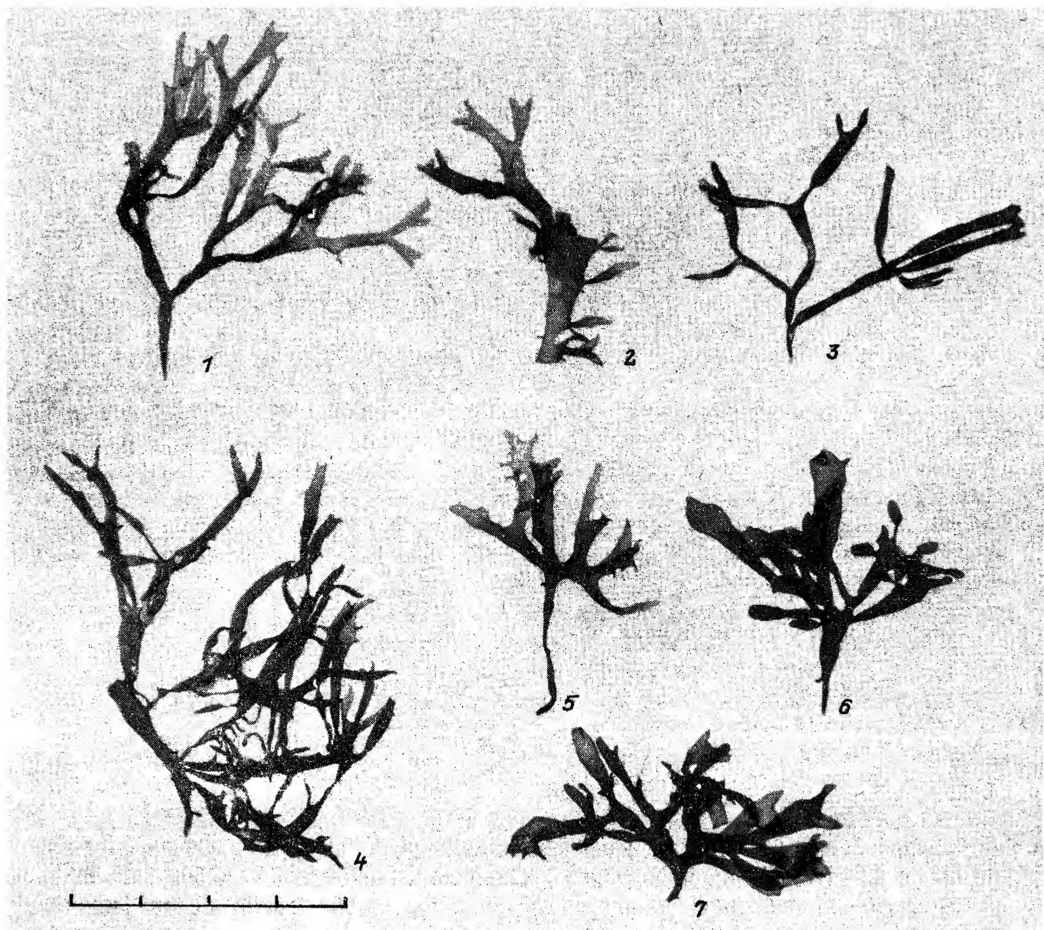


Рис. 1. Внешний вид растений *Mazzaella cornucopiae* subsp. *angusta*.

1, 2 — тип (с цистокарпами); *3, 4* — женские гаметофиты из Анадырского залива; *5—7* — тетраспорофиты из Олюторского залива. Масштабная линейка — 1 см.

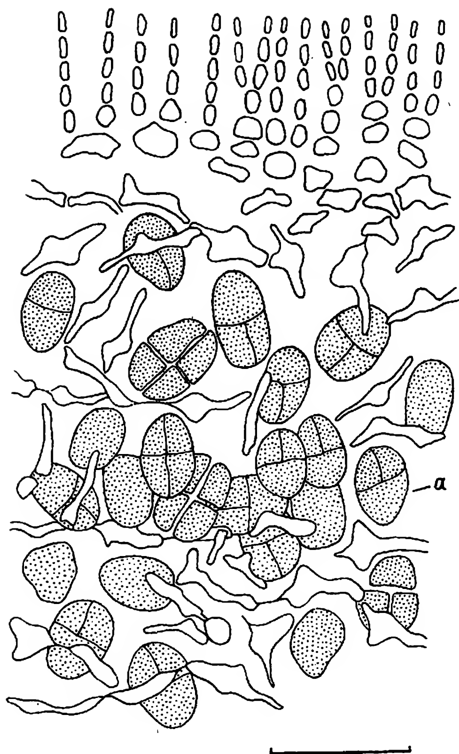
Habitat in zona littorali et sublittorali ad 2—5 m alt.

Typus: mare Czukotense, peninsula Czukotensis, prope ostium fl. Czegitun, 4 VIII 1985, Yu. Petrov (specimina cystocarpiis praedita); in Instituto Botanico nom. V. L. Komarovii Acad. sci. Rossiae (LE) conservatur.

A *M. cornucopiae* subsp. *cornucopiae* fronde angusta multories dichotome et digitatim ramosa, cystocarpiis ab una facie frondis prominentibus, a *M. cornucopiae* subsp. *yendoi* (Yamada et Mikami) Perest. praeterea gonimoblasto involucrato et cystocarpiis ocello destitutis differt.

Distributio. Mare Czukotense — prope Czegitun; mare Beringianum — sinus Anadyrensis et Olutorensis.

Слоевище 3—7 см дл., сливяного или темно-пурпурного с фиолетовым или каштановым оттенком цвета, хрящеватое, узкое, с плоским стволиком, в нижней части 1—1.5 мм шир., в верхней — 4—6(9) мм шир., 500—600 мкм толщ., разветвленное; прикрепляется подошвой, от которой отходит помногу растений. Ветвление многократное, от 2 до 5 раз, дихотомическое и пальчатое. Ветви линейные, узкоклиновидные, ланцетовидные, сужающиеся или слегка расширяющиеся к верхушке. Характерны ветви-пролификации с узким основанием, повторяющие форму основных ветвей, расположенные односторонне, пальчато



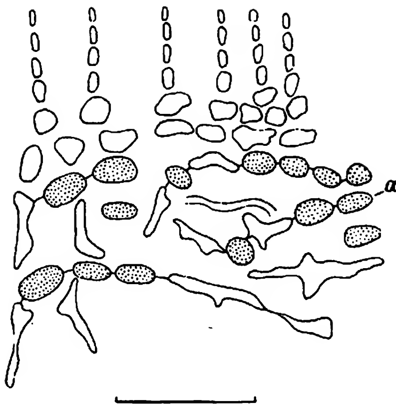


Рис. 3. Продольный срез слоевища с тетраспорангиями на ранних стадиях развития.

а — инициальные клетки тетраспорангиев. Масштабная линейка — 50 мкм.

Рис. 2. Продольный срез слоевища со зрелыми тетраспорангиями.

а — тетраспорангии. Масштабная линейка — 50 мкм.

или вильчато, а также короткие (до 1 см) и узкие боковые выросты (рис. 1). Кора образована антиклинальными дихотомически разветвленными 4—8-клеточными нитями. У тетраспорофита коровые нити короче, из 4—6 клеток, у гаметофита длиннее, из 6—8 клеток. Клетки коры округлые или антиклинально вытянутые, поверхностные 2.5—4 мкм, внутренние 6—9 мкм в диам. Подкоровый слой состоит из 2—3 слоев округло-угловатых клеток. Сердцевина многоосевая, более или менее плотная, образована периклинальными клеточными нитями. Клетки медуллярных нитей узкие, 4—7 мкм, и более широкие, до 12—15 мкм шир., от палочковидных до неправильно звездчатых с узкими отростками, соединяющими клетки соседних нитей в сеть. Тетраспорангии крестообразно разделенные, 30—40 (47) × 20—33 мкм, образуются во внешней сердцевине как дополнительные цепочковидные ответвления медуллярных нитей (рис. 2, 3). Сорусы тетраспорангиев имеют вид мелких округло-овальных пятен, слабо различимых с поверхности слоевища. Прокарп состоит из крупной несущей (ауксиллярной) клетки и 3-клеточной карпогонной ветви. Базальная клетка карпогонной ветви самая крупная, карпогон — самая мелкая (рис. 4). Гонимобласт компактный, развивается в сердцевине. Периферические клетки гонимобласта нитевидные, радиально расположенные, соединяются с медуллярными клетками и служат абсорбирующими нитями. Обвертка гонимобласта из концентрических вторичных медуллярных нитей (Faserhülle) и пронизывающих их радиальных абсорбирующих нитей хорошо развита (рис. 5). Зрелые цистокарпы асимметричные, полусферические, сильно выступающие только с одной стороны или неравномерно с обеих, уплощенные, без глазка, 1—2.5 мм в диам., расположены в верхних частях слоевища одиночно или сближенно по нескольку рядом. Карпоспорангии в цепочках, многочисленные, 22—40 × 15—22 мкм, угловато-овальные. Мужские растения не обнаружены.

Растет на скалисто-валунной литорали в прибойных и полузащищенных

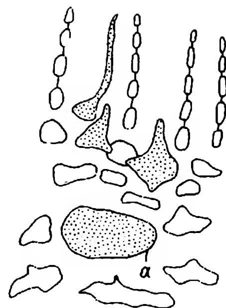


Рис. 4. Прокарп.

а — ауксиллярная клетка. Масштабная линейка — 50 мкм.

условиях и в сублиторали до глубины 2—5 м на валунно-галечном грунте. С цистокарпами в августе—сентябре, с тетраспорангиями в июле.

Распространение. Чукотское море: район Чегытуна; Берингово море: заливы Анадырский, Олюторский.

Тип: Чукотское море, Чукотский п-ов, район устья р. Чегытун, выбросы, 4 VIII 1985, Ю. Петров. (Образцы с цистокарпами). Хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова, Санкт-Петербург (LE).

Паратипы. Берингово море: Олюторский залив, бухта Лаврова, нижний горизонт литорали, 18 VIII 1970, К. Виноградова (образцы с цистокарпами); Олюторский залив, Пахача, мыс Останцы, нижний горизонт прибойной литорали, на отвесной скале, 20 VII 1970, К. Виноградова (образцы с тетраспорами); Анадырский залив, залив Креста, мыс Опасный, средний горизонт валунно-галечной литорали, 7 VIII 1968, К. Виноградова; Анадырский залив, северное побережье бухты Провидения, бухта Всадник, глубина 1.5—2 м, на валунно-галечном грунте, VIII 1969, Н. Толстикова (образцы с цистокарпами).

Отличается от *Mazzaella cornucopiae* subsp. *cornucopiae* узким многократно разветвленным слоевищем и цистокарпами, выступающими асимметрично с одной поверхности слоевища. От *M. cornucopiae* subsp. *yendoi* (Yamada et Mikami) Perest., кроме того, отличается наличием обвертки вокруг гонимобласта и отсутствием глазка в цистокарпах.

По анатомическому строению, способу образования и размерам тетраспорангиев, форме сорусов, строению гонимобласта, наличию радиальных абсорбирую-

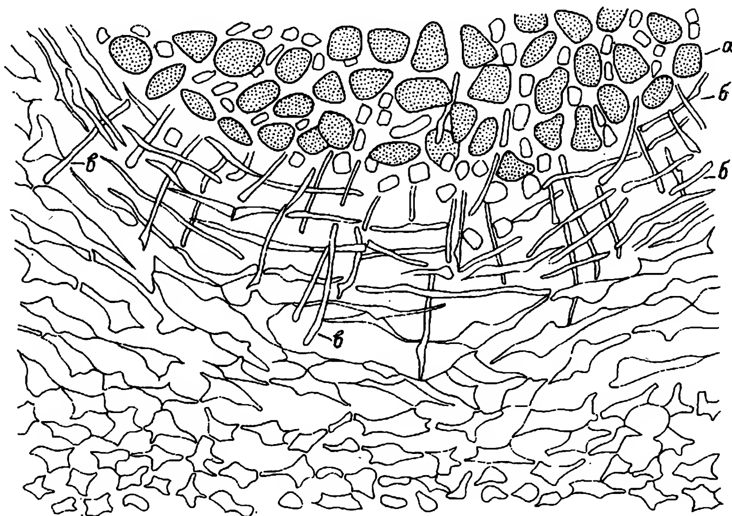


Рис. 5. Фрагмент гонимобласта на продольном срезе.

а — карпоспорангии, *б* — концентрические медуллярные нити, *в* — радиальные абсорбирующие нити. Масштабная линейка — 50 мкм.

щих нитей и обвертки из вторичных медуллярных нитей, размерам карпоспор выделяемый таксон относится к виду *Mazzaella cornucopiae*, но при этом заметно отличается морфологией слоевища. Своеобразие внешней формы создают обильное ветвление и пролиферирование слоевища при незначительной длине и ширине последнего. Подобная морфология для вида не характерна. Это показали изучение многочисленных гербарных образцов и полевые наблюдения в известных до сих пор районах распространения *M. cornucopiae*. Вид распространен в бореальных водах Тихого океана, преимущественно у азиатского побережья от южной части Берингова до Японского моря. Характерная для вида широтная изменчивость ряда признаков нашла свое отражение в выделении 2 подвидов (Перестенко, 1995). К низкобореальным водам приурочен подвид *M. cornucopiae* subsp. *yendoi*, в более северных районах преобладает подвид *M. cornucopiae* subsp. *cornucopiae*. У последнего более выражено ветвление и сильнее развита обвертка вокруг гонимобласта. В этой связи описываемая форма, найденная в северной части Берингова моря и в Чукотском море, т. е. в высокобореально-арктических водах, продолжает тенденцию географической изменчивости вида и может рассматриваться как еще один, наиболее северный подвид *M. cornucopiae*.

Формально, по описанию, новый подвид оказывается очень сходным с видом *Iridophycus subdichotomum* Nagai (1941 : 191), для которого в качестве главного отличительного признака также указывается узкое, повторно дихотомически разветвленное слоевище. Однако сопоставление описания и приводимого изображения (Nagai, 1941 : tab. 6, fig. 5) показывает, что выделенный M. Nagai вид по форме слоевища, характеру ветвления и ширине лопастей (до 3.5 см) не отличается от *M. cornucopiae* subsp. *cornucopiae* и поэтому справедливо был сведен H. Mikami (1965 : 263) в синонимы *Iridaea cornucopiae*. Новый подвид отличается от *Iridophycus subdichotomum* более узким (до 1 см шир.) слоевищем, хорошо выраженным пальчатым ветвлением и пролиферированием, линейной и ланцетовидной формой лопастей, асимметричными цистокарпами, выступающими с одной поверхности пластинчатого слоевища.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Видовой состав водорослей на литорали и сублиторали северо-западной части Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 32—44.

Виноградова К. Л. Водоросли юго-западного побережья Берингова моря // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 3—11.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб, 1995. 330 с.

Hommersand M. H., Guiry M. D., Fredericq S., Leister G. L. New perspectives in the taxonomy of the *Gigartinaceae* (*Gigartinales, Rhodophyta*) // Hydrobiologia. 1993. Vol. 260/261. P. 105—120.

Mikami H. A systematic study of the *Phyllophoraceae* and *Gigartinaceae* from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1965. Vol. 5. N 2. P. 181—285.

Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agric. Hokkaido Imper. Univ. 1941. Vol. 46. Pt 2. 310 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 VIII 1995

SUMMARY

A new highboreal-arctic subspecies of *Mazzaella cornucopiae* from the Bering and Chukchi seas is described. It shares the following characters with *M. cornucopiae* subsp. *cornucopiae*: frond structure; size and mode of development of the tetrasporangia; the form of the tetrasporangial sori; the structure of the gonimoblast; the presence of special medullary filaments and radial absorbent filaments on the periphery of the gonimoblast and size of carposporangia. However, it differs in having small, narrow (up to 1 cm), thick, 2—5 times repeatedly dichotomous and often palmate fronds, abundant proliferations and hemisphaerical cystocarps prominent on one side of frond. A comparision with the closely related Iridophycus subdichotomum described by Nagai (1941) shows that the latter belongs to *M. cornucopiae* subsp. *cornucopiae* and that it differs from the new subspecies in having broader, ovate and cuneate lobes, in lacking lateral proliferations, in having rare palmate branching and in having cystocarps prominent on both sides of frond.

УДК 582.669.22 © Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 12

С. С. Иконников

РОД *CORRIGIOLA* (*ILLECEBRACEAE*)

S. S. IKONNIKOV. THE GENUS *CORRIGIOLA* (*ILLECEBRACEAE*)

Приведены результаты критического пересмотра таксономического состава рода *Corrigiola*. Предложен новый вариант системы рода, описаны новый для науки вид — *C. vulcanica* Ikonn. и новая секция — *Paniculata* Ikonn., предложены 3 новые комбинации. Приведена таблица для определения 16 видов рода. Установлены 4 центра современного видового разнообразия рода. Уточнено положение рода в семействе *Illecebraceae*.

В настоящей статье обобщены результаты критического пересмотра видов рода *Corrigiola* L. с использованием новейшей монографии M. N. Chaudhri (1968) по этому роду и близким к нему родам. Далее приводятся таблица для определения видов рода *Corrigiola*, конспект видов этого рода и некоторые соображения о центрах современного видового разнообразия.

Corrigiola L. 1753, Sp. Pl. 1 : 271; id. 1754, Gen. Pl. ed. 5 : 132; Pax u. Hoffm. 1934, in Engler u. Prantl, Nat. Pflanzenfam. ed. 2, 16c : 298; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 34. — *Polyganaria* Heist. 1748, Syst.: 6, nom. invalid. — *Polygonifolia* Vaill. ex Adans. 1763, Fam. Pl. 2 : 272, nom. superfl. — *Furera* Bubani, 1901, Fl. Pyren. 3 : 16, non Adans. 1763, l. c.: 193. — Корригиола.

Цветки мелкие, пятичленные, собранные в терминальные (конечные) или латеральные (боковые) пучки, состоящие из тесно сближенных или рыхло расположенных кистей или клубочков. Чашелистиков 5, голых и гладких, зеленых с белым пленчатым краем, остающихся при плодах. Лепестков 5, беловатых, они короче чашелистиков. Тычинок 5. Завязь одногнездная с одним базальным семязачатком. Рылец 3, почти сидячих. Плод односемянный, нераскрывающийся, более или менее трехгранный, заключенный в остающуюся чашечку. Зародыш семени с верхним первичным корешком.

Одно-, дву- или многолетние травы с обычно приподнимающимися или лежачими стеблями и спирально расположенными, иногда супротивными, обычно сидячими или почти сидячими цельнокрайными листьями с прилистниками.

Тип: *C. litoralis* L.

В роде 16 видов, распространенных в Западной, Средней и Южной Европе, Северной и Восточной Африке, Юго-Западной Азии, а также в Центральной и Южной Америке. Один вид (*C. litoralis*) заходит на запад Украины.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Листья с развитыми черешками; кисти рыхлые, повторно ветвящиеся . . . . 2.
+ Листья сидячие или почти сидячие; соцветие сжатое из сидячих или почти сидячих клубочков цветков . . . . 3.
2. Многолетники. Черешки 1—4 мм дл.; цветки 2—2.5 мм дл.; чашелистики около 1.4 мм дл. . . . . 15. *C. drymarioides.*
+ Однолетники. Черешки до 1.5 мм дл.; цветки 1.5—1.7 мм дл.; чашелистики 0.4—0.5 мм дл. . . . . 16. *C. paniculata.*
3. Каудекс покрыт коричневыми чешуевидными листьями. Растения Чили . . . . 4.
+ Каудекс без чешуевидных листьев. Растение не встречается в Чили . . . . . 7.
4. Листья почти кожистые; цветки сидячие . . . . 13. *C. crassifolia.*
+ Листья травянистые; цветки на ножках . . . . 5.
5. Каудекс хорошо развит; прицветники сросшиеся; цветки в щитковидных, довольно плотных соцветиях; столбики свободные . . . . 6.
+ Каудекс слабо развит; прицветники свободные; соцветие рыхловатое — клубочки цветков расположены на безлистных осях, а боковая кисть состоит из нескольких кистей второго порядка; столбики срастаются на 1/3 или 1/2 их длины . . . . 12. *C. propinqua.*
6. Листья линейные, 14—24 мм дл., 1.7—2.2 мм шир. . . . . 11. *C. poeppigii.*
+ Листья от узкопродолговатых до обратноланцетных, 7—17 мм дл., 2.5—4 мм шир. . . . . 10. *C. squamosa.*
7 (3). Цветки не более 3 мм дл.; листья от обратноланцетных до обратнояйцевидных или линейные, 9—27 мм дл. и менее 10 мм шир. . . . . 8.
+ Цветки около 4 мм дл.; листья от эллиптических до продолговатых, 20—70 мм дл. и около 10 мм шир. . . . . 14. *C. madagascarensis.*
8. Листья более или менее ланцетные, заостренные к верхушке . . . . 9.
+ Листья от обратноланцетных до узкояйцевидных, туповатые на верхушке . . . . 10.
9. Однолетники. Цветковые клубочки в терминальных соцветиях. Растение прибрежных равнин Ливана и Израиля . . . . 8. *C. palestina.*
+ Многолетники. Цветковые клубочки пазушные и терминальные. Растение гор Колумбии и Мексики . . . . 9. *C. andina.*
10. Однолетники. Цветки 0.8—1.5 мм дл. . . . . 11.
+ Многолетники или двулетники. Цветки 1.5—2.3 мм дл. . . . . 12.
11. Стебли 6—40 см дл.; цветковые клубочки собраны рыхловатыми группами, каждая из которых более 9 мм в диам. Обычно растение влажных песчаных мест . . . . 1. *C. litoralis.*
+ Стебли (1)2—3(5) см дл.; цветковые клубочки плотные, верхушечные, 5—8 мм в диам. Растение горных лавовых плато . . . . 2. *C. vulcanica.*
12. Цветковые клубочки на длинных безлистных ветвях. Растения Западного Средиземноморья . . . . 13.
+ Цветковые клубочки большей частью на олиственных ветвях, лишь некоторые на коротких безлистных ветвях. Растения Южной и Восточной Африки . . . . 15.
13. Цветки 1.5—1.8 мм дл.; листья 9—12 мм дл., 3—4 мм шир. . . . . 4. *C. perez-larae.*
+ Цветки 2—2.2 мм дл.; листья 7—18 мм дл., 3—8 мм шир. . . . . 14.
14. Цветки на хорошо выраженных цветоножках; листья в нижней части стебля довольно рыхло расположены . . . . 3. *C. telephiifolia.*
+ Цветки сидячие; листья в нижней части стебля очень тесно расположены и налегают один на другой . . . . 5. *C. imbricata.*
15(12). Стебли до 25 см дл.; листья 12—17 мм дл. и около 3 мм шир., обратноланцетные, мясистые, на верхушке тупые . . . . 6. *C. capensis.*

+ Стебли до 45 см дл.; листья 18—27 см дл. и 3—5 мм шир., продолговатые и обратноланцетные, не мясистые, на верхушке туповатые . . . 7. *C. africana.*

Секция 1. *Corrigiola.*

Листья сидячие или почти сидячие. Соцветие конечное или почти конечное из клубочков почти сидячих или сидячих цветков.

Тип секции: тип рода.

К типовой секции относятся 14 видов, распространенных в Европе, Юго-Западной Азии, Африке, Южной и Центральной Америке. Из них наиболее широко распространен *C. litoralis* — в Европе, Юго-Западной Азии и Африке. Более ограничен ареал *C. telephiifolia*, встречающегося в Южной Европе и Северной Африке. 4 вида (*C. crassifolia*, *C. perez-larae*, *C. propinqua*, *C. squamosa*) эндемичны для Южной Америки (Чили); *C. vulcanica* — эндемик Италии, *C. madagascarensis* — Мадагаскара, *C. andina* — Колумбии и Мексики.

1. *C. litoralis* L. 1753, Sp. Pl. : 271; Walters, 1964, Fl. Europ. 1 : 149; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 35; id. 1990, Fl. Iberica, 2 : 103; Walters a. Akeroyd, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 179. — *C. psammatrophoides* Baker, 1883, Journ. Linn. Soc. 20 : 238. — *Polygonifolia litoralis* (L.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Pl. 1 : 535. — *Paronychia litoralis* (L.) E. Krause, 1901, in Sturm, Fl. Deutschland, ed. 2, 5 : 25. — *C. russeliana* Cheval. 1938, Bull. Hist. Nat. Paris, ser. 2, 4 : 316. — К. прибрежная.

Тип: Западная Европа «in Galliae, Germaniae litoribus arenosis», Herb. Linn. 386/1 (LINN).

На влажных песчаных местах в Европе (кроме Испании, севера Скандинавии и Восточно-Европейской равнины), Юго-Западной Азии, в Южной и Восточной Африке.

2. C. vulcanica Ikonn. sp.nov. — Herba annua, herbacea caule prostrato, 10—30 mm lg. Folia 5—6 mm lg. et ca 1 mm lt., crassa, glabra et laevia, oblonga, in petiolo sensim angustata, apice obtusata. Glomeruli terminales, 5—8 mm in diam. Flores 0.7—0.9 mm lg., subsessiles, pedicellis 0.6—0.9 mm lg. Sepala 0.7—0.9 mm lg., oblongo-ovoidea, margine late membranacea. Petala sepalis breviora 0.6—0.8 mm lg., alba, oblonga. Fructus oblongi, calyce subaequales, 0.6—0.8 mm lg. et 0.4—0.6 mm lt. Semina brunnescentes ca 0.1 mm in diam. Fr. VIII. — К. вулканическая.

Typus: «Italia Campania — Sulla cenera dell'eruzione Vesuviana del 1906 sul lampo s. Merugliano (Avellino). Alt. 1300 m, 12 VIII 1911, G. Pellanda» (LE).

Affinitas. A specie *C. litoralis* L. proxima, sed ramis brevioribus (2—3(5), non 6—40 cm lg.), flores 0.6—0.9 mm lg. (nec 1.2—1.7 mm lg.) et glomerulis terminalibus densioribus (5—8, nec ultra 9 mm in diam.) differt.

Однолетнее травянистое растение с лежачими стеблями 10—30 см дл. Листья 5—6 мм дл. и около 1 мм шир., мясистые, голые и гладкие, продолговатые, постепенно суженные в черешок, на верхушке притупленные. Клубочки цветков конечные, 5—8 мм в диам. Цветки 0.7—0.9 мм дл., почти сидячие на цветоножках 0.6—0.9 мм дл. Чашелистики 0.7—0.9 мм дл., продолговато-овальные с широким перепончатым краем. Лепестки 0.6—0.8 мм дл., белые, продолговатые, немного короче чашелистиков. Плоды продолговатые, почти равные чашечке, 0.6—0.8 мм дл. и 0.4—0.6 мм шир. Семена коричневые, около 0.1 мм в диам. Пл. VIII.

Тип: «Италия, Кампания, на грязевых наносах извержения Везувия 1906 года у сел. Меруглиано (Авеллино). Н — 1300 м над ур. м. 12 VIII 1911. Г. Пелланда» (LE).

Эндемик Италии.

Новый вид близок к *Corrigiola litoralis* L., но отличается от него более короткими стеблями (2—5 (а не 6—40) см дл.), более мелкими (0.6—0.9, а не

1.2—1.7 мм дл.) цветками и более плотными цветковыми клубочками (5—8, а не свыше 9 мм в диам.).

3. *C. telephiifolia* Pourr. 1788, Mém. Acad. Toulouse, 3 : 316; Walters, 1964, Fl. Europ. 1 : 149; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 39; id. 1990, Fl. Iberica, 2 : 205. — *C. litoralis* subsp. *telephiifolia* (Pourr.) Briq. 1910, Prodr. Fl. Cors. 1 : 481; Walters a. Akeroyd, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 179. — *C. telephiifolia* subsp. *paronychioides* Emberger, 1934, Bull. Sci. Nat. Moroc. 13 : 295. — К. телефиолистная.

Тип: Марокко, «Anti-Atlas, Siroua; Emberger» (MOU).

На песчаных и каменистых склонах Южной Европы (Западное Средиземноморье) и на северо-западе Африки на высотах 100—2000 м над ур. м.

4. C. perez-larae (Chaudhri, Minoz Garmendia et Pedrol) Ikonn. comb. nov. — *C. litoralis* subsp. *perez-larae* Chaudhri, Minoz Garmendia et Pedrol, 1989, Anales Jard. Bot. Madrid, 45 : 586. — *C. telephiifolia β. foliosa* Per. Lara, 1893, in Willk., Suppl. Prodr. Fl. Hisp.: 216. — *C. litoralis* subsp. *foliosa* (Per.-Lara) Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 38, nom. invalid.; A. Devesa, 1986, Lagascalia, 14 (1) : 131, nom. superfl. — К. Переса-Лары.

Тип: Южная Испания, «In prov. Gadiz, prope Algar; Perez-Lara» (MA).

На каменистых склонах Южной Испании и Португалии и на севере Марокко.

5. *C. imbricata* Lapeyr. 1813, Hist. Abr. Pl. Pyren.: 169; Walters, 1964, Fl. Europ. 1 : 149, in obs.; Walters a. Akeroyd, 1993, Fl. Europ. ed. 2, 1 : 179. — *C. telephiifolia* var. *imbricata* (Lapeyr.) DC. 1828, Prodr. 3 : 367. — *C. telephiifolia* subsp. *imbricata* (Lapeyr.) Jovet et Vilm. ex Greuter et Burget, 1982, Willdenowia, 12, 2 : 186. — К. черепитчатая.

Тип: Восточные Пиренеи, «Vinca to Near; Lapeyrouse» (TL).

На каменистых склонах юга Испании и Португалии, а также на островах Корсика и Сардиния.

6. *C. capensis* Willd. 1798, Sp. Pl. 1(2) : 1507; DC. 1828, Prodr. 3 : 367; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 41. — *C. capensis* subsp. *capensis*. Chaudhri, 1968, l. c.: 43. — К. капская.

Тип: Южная Африка, «Cape Province; Willdenow» (B).

На каменистых склонах на высотах 100—900 м над ур. м. Эндемик Южной Африки.

7. C. africana (Turill) Ikonn. comb. nov. — *C. litoralis* subsp. *africana* Turill, 1954, Kew Bull. 3 : 413. — *C. capensis* subsp. *africana* (Turill) Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 43. — К. африканская.

Тип: Восточная Африка, «Kenya: Kiambu distr., Muguga; Verdcourt» (K).

На каменистых склонах и чайных плантациях, в лесах на высотах 1300—3300 м над ур. м. Эндемик Восточной Африки.

8. *C. palestina* Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 44. — К. палестинская.

Тип: Израиль, «Ramath-Gan, near Tel-Aviv; Zohary» (E; iso — LE).

На побережьях Средиземного моря в Палестине и Ливане.

9. *C. andina* Triana et Planch. 1862, Ann. Sci. Nat. ser. 4, 17 : 146; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 45. — ? *C. linearis* Sesse et Mokino, 1894, Fl. Mex. ed. 2 : 78. — К. андская.

Тип: Колумбия, «Prov. Bogotá, Andes de Bogota; Triana» (P).

Примечание. В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН имеются

два образца этого редкого вида из Мексики: «San Luis Potosi, Schaffner, N 136» и «Sierra Madre, Pringle, N 1671».

На сухих склонах в горах Колумбии и Мексики на высотах 600—2700 м над ур. м.

10. *C. squamosa* Hook. et Arn. 1833, in Hook., Bot. Miscel. 3 : 327; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 46. — *C. latifolia* Cl. Gay, 1847, Fl. Chil. 2 : 518. — *C. squamosa* var. *latifolia* (Cl. Gay) Chaudhri, 1968, l. c.: 47. — *C. squamosa* var. *squamosa* Chaudhri, 1968, l. c.: 47. — К. чешуйчатая.

Тип: Чили, «Prov. Valparaiso; Cuming» (K).

На песчаных и каменистых лугах на высотах 10—700 м над ур. м. Эндемик Чили.

11. **C. poeppigii (Chaudhri) Ikonn. comb. nov.** — *C. squamosa* var. *poeppigii* Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 47. — *C. glomerulifolia* Steud. 1840, Bot. Nomencl. ed. 2, 1 : 423, nom. nud. — *C. collina* Poeppig in sched., nom. nud. — К. Пёппига.

Тип: Чили, «Valparaiso, in pascuis succis circa Conson, 1828, N 101; Pöppig» (G; iso — LE).

На пастбищах, на высотах до 700 м над ур. м. Эндемик Чили (провинции Вальпарайсо и Кокуимбо).

12. *C. propinqua* Cl. Gay, 1846, Fl. Chil. 2 : 519; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 48. — К. близкая.

Тип: Чили, «In arenosis Quillota; Cl. Gay» (P).

На приморских песчаных местах. Эндемик Чили.

Примечание. В гербарии БИН РАН есть хороший образец этого редкого вида из «Aconcaqua, Qualinari» (Philippi, N 905).

13. *C. crassifolia* Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 48. — К. толстолистая.

Тип: Чили, «Illapel, Matanalla; Geisse» (Z).

Эндемик Чили, отличающийся от всех других видов *Corrigiola* сильно кожистыми листьями. Известен только из типового местонахождения.

14. *C. madagascarensis* (Baker) H. Perrier, 1950, in Humbert, Fl. Madagascar. 73 : 24; Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 49. — *Telephium madagascariense* Baker, 1884, Journ. Linn. Soc.: 237. — К. мадагаскарская.

Тип: «Madagascar; Baron» (P).

Эндемик о-ва Мадагаскар, растущий в горах, около 1400 м над ур. м.

Секция 2. **Paniculatae Ikonn. sect. nov.**

Folia distincte petiolata. Inflorescentia laxa, multiramosa.

Листья с развитыми черешками. Соцветия рыхлые, многократно разветвленные.

Тип: *C. paniculata* Peter.

К секции относятся 2 вида (*C. paniculata*, *C. drymarioides*), распространенных на востоке и юге Африки.

15. *C. drymarioides* Baker fil. 1911, Juorn. Linn. Soc. London (Bot.), 40 : 181; Chaudhry, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 50. — К. дримариевидная.

Тип: Африка, «Southern Rodesia, Chimanimani mts., Swynnerton» (BM).

На горных лугах и лесных вырубках на высотах 900—2250 м над ур. м. Эндемик Южной Африки.

Распределение видов рода *Corrigiola* по географическим районам

№ п/п	Условия обитания и районы	Виды
1	На равнинах и в горах по берегам Средиземного моря	*C. foliosa, C. imbricata, C. litoralis, C. palestina, C. telephiifolia, C. vulcanica*
2	Горы Восточной и Южной Африки	*C. africana, C. capensis, C. drymarioides, C. madagascarensis, C. paniculata*
3	Горы и побережье Чили	*C. crassifolia, C. poeppigii, C. propinqua, C. squamosa*
4	Горы Колумбии и Мексики	*C. andina*

16. *C. paniculata* Peter, 1932, Feddes Repert. Beih. 40, 2, aspp. 31, tab. 38 (1); Chaudhri, 1968, Meded. Bot. Mus. Utrecht, 285 : 51. — *C. barotsensis* Wild, 1964, Kirkia, 4 : 160. — К. метельчатая.

Тип: Африка, «Tanganyika, Ngulu; Peter» (B).

В сухих листопадных лесах на песчаных почвах на высотах 900—1400 м над ур. м. Эндемик Восточной Африки.

При анализе особенностей географического распространения видов рода *Corrigiola* (см. таблицу) четко выделяются 4 центра видообразования: средиземноморский (6 видов), африканский (5 видов), южноамериканский, или чилийский (4 вида), и центральноамериканский (1 вид).

Наиболее древние виды, по-видимому, сосредоточены в Южной Америке, в горах Чили, где представлены растения с деревенистым каудексом и кожистыми листьями.

В заключение отметим, что род *Corrigiola* L. в филогенетическом отношении близко связан с родом *Paronychia* Mill., так как у того и другого имеются верхний первичный корешок зародыша и остающаяся при плодах чашечка. *Corrigiola* занимает промежуточное положение между родами *Gymnocarpos* Forsk. и *Paronychia*, а не между родами *Sphaerocoma* Anders. и *Gymnocarpos*, как предполагали F. Pax и K. Hoffmann (1934), а вслед за ним M. Chaudhri (1968).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Chaudhri M. N. A revision of the *Paronychiinae* // Meded. Bot. Mus. Utrecht. 1968. N 285. P. 1—440.

Pax F., Hoffmann K. Caryophyllaceae // A. Engler, K. Prantl. Die Natürlichen. Pflanzenfamilien. Leipzig, 1934. 2 Aufl. Bd 16c. S. 275—364.

Ботанический институт
им. В. А. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 3 VIII 1995

SUMMARY

The critical taxonomic of the genus *Corrigiola* L. is made. New variant of the system of the genus is proposed; a new species *C. vulcanica* Ikonn. and a new section *Paniculatae* Ikonn. are described; three new combinations are suggested. The key for identification of 16 species is also presented. Four centres of the greatest diversity of the present-day species are established. The position of the genus within the family *Illecebraceae* is more exactly defined.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35 : 582.962(571.1/5)

Л. А. Малахова, В. И. Курбатский

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PLANTAGO* (*PLANTAGINACEAE*) ИЗ ЮЖНОЙ СИБИРИ

L. A. MALAKHOVA, V. I. KURBATSKY. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE GENUS *PLANTAGO* (*PLANTAGINACEAE*) FROM SOUTH SIBERIA

Plantago cornutii Gouan, **2n = 12.** Иркутская обл., Ольхонский р-н, урочище Мал. Кочериков, 1989, Курбатский, Олонова.

P. depressa Schlecht., **2n = 12.** Читинская обл., Сретенский р-н, устье р. Уласов (приток р. Шилка), 1990, Курбатский, Олонова.

P. lanceolata L., **2n = 12.** Республика Горный Алтай, Чойский р-н, 5 км по дороге с. Чоя—Верх. Сейка, 1987, Шмаков, Литвинов; Алтайский край, г. Барнаул, 1992, Мерзлякова.

P. major L. s. str., **2n = 12.** Томская обл., Томский р-н, окр. г. Томска, окр. поселков Копылово, Кузовлево, 1991, Курбатский, Выдрина; Читинская обл., Могочинский р-н, Усть-Стрелка, 1990, Курбатский, Олонова.

P. polysperma Kar. et Kir., **2n = 24.** Новосибирская обл., Здвинский р-н, с. Чулым, 1985, Шауло.

P. scabra Moench, **2n = 12.** Кемеровская обл., Яшкинский р-н, д. Иткара, 1982, Скороходов.

P. urvillei Opiz., **2n = 12.** Томская обл., Томский р-н, окр. поселков Кузовлево, Лоскутово, Калтай, Октябрьский, 1992, Курбатский, Выдрина. **2n = 24.** Томская обл., Томский р-н, окр. пос. Светлый, 1992, Курбатский, Выдрина.

Гербарные образцы хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете.

Томский
государственный университет

Получено 1 VII 1995

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(47+57) : 58 : 528.9

ТРИДЦАТЬ ВЫПУСКОВ «ГЕОБОТАНИЧЕСКОГО КАРТОГРАФИРОВАНИЯ»

A. V. BELOV, V. G. VOLKOVA, V. A. SNITKO. THIRTY ISSUES OF «GEOBOTANICAL MAPPING»

Наука текущего века характеризуется взаимопроникновением идей одной области знаний в другую. Яркий пример подобного — возникновение и развитие геоботанического картографирования, научного направления на стыке биологии и географии, способствующего внедрению картографии в геоботанику, и наоборот.

Геоботаническое картографирование как самостоятельное научное направление зародилось еще в 20-х годах нашего столетия. Крупные геоботанические исследования 30—40-х годов, как правило, завершались созданием карты растительности. В 50—60-е годы были созданы обзорные карты разных масштабов как для всей нашей страны, так и для отдельных регионов. Среди геоботаников, внесших немалый вклад в развитие геоботанической картографии, следует упомянуть Н. И. Кузнецова, Ю. Д. Цинзерлинга, Е. В. Шифферс, А. П. Ильинского, Е. М. Лавренко, Б. Н. Городкова, Л. Е. Родина, А. М. Семенову-Тян-Шанскую, В. Б. Сочаву, Т. И. Исаченко, С. А. Грибову, Б. В. Виноградова, З. В. Карамышеву, Е. И. Рачковскую.

Важную роль в развитии теории и методики геоботанического картографирования, обобщения практического опыта по созданию карт растительности сыграл организованный в 1963 г. В. Б. Сочавой ежегодник «Геоботаническое картографирование», издаваемый 30 лет. За эти годы ежегодник приобрел широкую известность и оценен как у нас в стране, так и за рубежом. Это уникальное периодическое издание по геоботаническому картографированию публикуется в Санкт-Петербурге издательством «Наука».

Ответственными редакторами ежегодника являлись в 1963—1978 гг. В. Б. Сочава и Т. И. Исаченко, 1979—1990 гг. — Т. И. Исаченко и С. А. Грибова, с 1991 г. — Т. К. Юрковская и С. С. Холод. Долгие годы секретарем редакции была В. В. Липатова, а литературным редактором — Е. А. Чекулаева. Издание всегда сопровождалось обильным иллюстративным материалом, а часто и цветными картами, способствующими образному восприятию.

В ежегоднике опубликованы работы В. Б. Сочавы и его учеников по Ленинграду (Ботанический институт) и Иркутску (Институт географии) с изложением теоретических вопросов геоботанического картографирования. К ним относились проблемы классификации растительности применительно к задачам картографирования в разных масштабах. Система высших типологических единиц растительности Земли, разработанная Сочавой, стала основой легенд серии обзорных карт мира и материков в «Физико-географическом атласе мира», вышедшем в 1964 г. Географо-генетическая концепция классификации послужила научной базой для разработки принципов составления легенд для многих средне- и мелкомасштабных карт ряда регионов страны.

Развивая отечественную картографию, Сочава особое внимание уделял про-

блеме картографирования динамических явлений в растительном покрове и геосистемах. В ежегоднике опубликованы несколько его статей, касающихся теоретических аспектов картографирования динамики растительности, а также многочисленные работы других ученых в этой области.

Опубликованные работы показали значение ботанико-картографического метода при решении теоретических вопросов геоботаники, в частности изучения структуры растительного покрова, его непрерывности и дискретности.

В ежегоднике отводится много места вопросам практического использования геоботанических карт и принципам их трансформации в прикладные карты, поискам путей создания карт нового типа — корреляционных эколого-фитоценотических, функций растительности и др.

Значительное место в ежегоднике уделено публикации работ зарубежных авторов из Австралии, Болгарии, Германии, Монголии, Румынии, США, Словакии, Франции, Чехии, Японии и других стран. Это способствовало ознакомлению с различными направлениями геоботанического картографирования, а также международному сотрудничеству. Обсуждены проекты создания карт растительности ряда государств. В целом это издание сыграло организующую и координирующую роль в осуществлении крупных коллективных картографических произведений, содействовало оживлению работ по картографии растительности в Белоруссии, на Украине, в Грузии, Казахстане, Узбекистане.

В ежегоднике рецензируются карты и научно-методические публикации по геоботаническому картографированию, а также постоянно печатается библиография по картографии растительности. Интересен раздел о научных совещаниях, симпозиумах, проведенных в ряде научных центров. В последние годы большое внимание уделяется созданию новых типов карт растительности, их практическому применению, в первую очередь при решении экологических проблем.

Начиная с самого первого выпуска ежегодника (1963 г.) ведущая роль в его создании принадлежала лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. И в настоящее время это — активный консолидирующий центр картографического направления в изучении растительного покрова страны благодаря своим высокопрофессиональным специалистам.

В 1979 г. под редакцией Т. И. Исаченко и Е. М. Лавренко вышла в свет «Карта растительности европейской части СССР», которую можно отнести к фундаментальным трудам в области геоботанического картографирования. В основу ее легенды положены регионально-типологический и динамический принципы, заложенные в трудах Н. И. Кузнецова и В. Б. Сочавы. К ней прилагается пояснительный текст с десятью аналитическими картами. По детальности изображения растительного покрова в данном масштабе (1 : 2 500 000) эта карта не имеет равных. Легенда к ней и ее научная концепция изложены на страницах «Геоботанического картографирования».

В ежегоднике нашли отражение и другие крупные научные произведения, выполненные по инициативе и под руководством сотрудников указанной лаборатории. Среди них «Карта растительности пустынь Турана и гор Средней Азии», авторский макет которой в 1991 г. подготовлен к изданию. В научную концепцию карты заложен принцип исследования экологических связей растительных сообществ.

В издании освещаются и актуальные вопросы поиска приемов отображения антропогенной нарушенности растительного покрова в европейской части России. Наглядное представление о подлинных масштабах соотношения на этой территории нарушенной и естественной растительности дает составленная при участии коллектива лаборатории обзорная карта. Удачно представленная в виде матрицы легенда к ней отражает степень нарушенности разных типов растительности, а также связь производных сообществ и сельскохозяйственных земель с коренными типами.

В выпусках ежегодника 80—90-х годов большое внимание уделялось созданию карт растительности для научно-справочных и учебных атласов (на территорию СССР — вышел в 1984, Арктики — 1985, Карелии — 1989, Монголии — 1990). В последние годы на страницах журнала появились статьи, посвященные разработке авторских макетов карт растительности для атласа «Природная среда и естественные ресурсы мира».

Несколько публикаций в последних выпусках «Геоботанического картографирования» посвящено работе над крупным международным проектом — картой растительности Европы (М. 1 : 2 500 000). В этих статьях, подготовленных редакторами и кураторами отдельных блоков карты — учеными разных стран Европы и России, была широко раскрыта вся информация о создании карты.

Кроме работ в области мелкомасштабного картографирования растительности, во многих выпусках ежегодника имеется целый ряд заслуживающих внимания публикаций по картографированию растительности в среднем и крупном масштабах. Информация для такого рода карт собирается на региональном и топологическом уровнях. Их научная и практическая значимость в последнее время возрастает, в особенности благодаря использованию при их составлении аэрофотоснимков и космических снимков. Растет и разнообразие методических приемов отображения растительности.

Ежегодник «Геоботаническое картографирование» на протяжении многих лет отражает состояние этого научного направления как в нашей стране, так и за рубежом. Он — постоянный участник международных картографических выставок. Как одно из лучших изданий Российской академии наук ежегодник «Геоботаническое картографирование» нуждается в поддержке и сохранении.

А. В. Белов, В. Г. Волкова, В. А. Снытко

Институт географии Сибирского
отделения РАН
Иркутск

Получено 1 III 1995

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582

«Haseltonia» — еще один новый ботанический журнал

V. V. BYALT. «HASELTONIA», A NEW BOTANICAL MAGAZINE

С середины 1993 г. Общество любителей кактусов и суккулентов США (The *Cactus* and succulent society of America — CSSA) наряду с достаточно широко известным журналом «The Cactus and Succulent Journal» стало выпускать ежегодник «Haseltonia». Журнал назван в честь Скотта Е. Хазелтона (Scott E. Haselton), основателя издательства Abbey Garden Press. В этом издательстве ежегодно выходит в свет самая разнообразная печатная продукция садоводческой и ботанической тематики.

Главным редактором нового издания является Myron Kimnach (5508 N. Astrell Ave., Azusa, CA 91702, USA).

Новый журнал выходит 1 раз в год, в нем публикуются оригинальные статьи и другие материалы, посвященные садоводческим и прежде всего ботаническим аспектам изучения суккулентных растений (из любых систематических групп). В отличие от «Cactus and Succulent Journal» в «Haseltonia» принимаются наиболее объемные, узкоспециальные или технические статьи, имеющие определенную научную ценность и рассчитанные скорее на ботаников-специалистов, чем на любителей суккулентов и садоводов.

В настоящее время опубликовано 2 номера — за 1993 г. (N 1) и за 1994 г. (N 2). Летом 1995 г. планируется выпуск очередного номера этого ежегодника. Вышедшие номера содержат более 20 статей как американских авторов, так и исследователей из других стран. Большая часть опубликованных статей посвящена систематике отдельных видов и родов суккулентных растений. Некоторые публикации представляют собой монографические обработки и ревизии небольших систематических групп суккулентов из различных семейств. В качестве примера можно указать статьи M. Kimnach «Род *Discocactus*», R. Moran «Род *Lenophyllum* Rose (*Crassulaceae*)» и K. D. Heiliand и J. M. Porter «*Sclerocactus* (*Cactaceae*): ревизия».

Представлены статьи, посвященные типификации отдельных таксонов (например, статья M. S. Binojkumar и N. P. Balakrishnan «Неотипификация *Euphorbia tortilis*») и истории исследования отдельных групп суккулентов (статья L. W. Mitich «Вклад Георга Энгельманна в исследования сем. *Cactaceae*» и др.).

Другая группа работ носит более частный характер и освещает проблемы морфологии, карпологии, биологии опыления и т. д. Две статьи C. H. Uhl посвящены кариосистематическим исследованиям сем. *Crassulaceae*: «*Tacitus* и полиплоидия» и «Хромосомы и гибриды *Echeveria* (*Crassulaceae*). 1. Ряды *Induplicatae* и *Paniculatae*». В одной из работ затронуты проблемы биохимии и защиты растений.

На фоне перечисленных выше статей несколько выделяется исследование G. Marx «Медузоидные чудеса и библейские ошибки», которое можно отнести к научно-популярным этноботаническим работам.

В целом складывается впечатление, что ежегодник носит скорее таксономический характер, чем общеботанический или садоводческий. Необходимо подчеркнуть, что в журнале публикуются и, вероятно, будут публиковаться в дальнейшем первоописания таксонов и новые комбинации, которые не могут не приниматься во внимание ботаниками при ревизиях соответствующих систематических групп и флористических работах.

В. В. Бялт

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 6 IV 1995

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 12

Короткопериодные и резкие ландшафтно-климатические изменения за последние 15 000 лет / Отв. ред. А. А. Величко. М., 1994. 219 с. Тираж 200 экз.

Yu. P. KOZHEVNIKOV. (*A REVIEW*). SHORTPERIODICAL AND SHARP LANDSCAPE-CLIMATIC CHANGES FOR THE LAST 15 000 YEARS. 1994

Историческая фитогеография не может обойтись без данных о прошлых изменениях земной поверхности и условий обитания на ней. Такие данные поставляет палеогеография, фокусирующая свидетельства различных областей науки, имеющих дело с историей Земли. Институт географии РАН является признанным лидером в России по объему продуцируемой информации относительно прошлых эпох. Изданный им фундаментальный труд «Палеогеография Европы за последние 100 000 лет» (1982) внес существенные коррективы в представления о событиях и условиях позднего плейстоцена.

Теперь Институт географии выпустил в свет новую монографию, посвященную проблемам позднеледниковья и голоцена. Для фитогеографов эта монография имеет огромное значение, поскольку в ней рассматриваются вопросы становления современного растительного покрова всей России. Некоторые статьи посвящены углубленным региональным исследованиям, которые, однако, увязываются с хронологической последовательностью событий, чаще всего снабженной радиоуглеродным датированием.

Сборник открывается обзорной статьей по динамике растительности в России начиная с позднеледниковья (А. А. Величко, А. А. Андреев, В. А. Климанов).[1] Обзор сделан по трем широтным поясам: тундры и лесотундры (севернее 68° с. ш.), таежной зоны (60°—68° с. ш.), лесной зоны (южнее 68° с. ш.). Одним из основных выводов обзора является то, что к северу от 60° с. ш. температурные амплитуды от позднеледниковья до оптимума голоцена уменьшались с запада на восток, а южнее 60° с. ш. — увеличивались в этом же направлении. Существовала асимметрия изменений климата на северо-западе и юго-востоке Евразии относительно меридиана 90°. Авторы сетуют, однако, что материалов по северным территориям все еще недостаточно. Они используют многие литературные источники, в которых возраст слоев определялся не по ^{14}C, а по характерным спектрам, что, вообще говоря, не дает оценки возраста, а в лучшем случае свидетельствует о последовательности изменений климата, которые на разных территориях не обязательно синхронны. К тому же, если при изменении количества пыльцы какого-то индикаторного таксона, скажем, древесной поро-

[1]Авторы статей рецензируемого сборника указываются без года.

ды, в сторону уменьшения в выше расположенном слое можно говорить об ухудшении климата, то увеличение содержания пыльцы этого таксона в том же направлении вовсе не является свидетельством улучшения климата. Последнее означает скорее функцию времени, т. е. тот период, в течение которого редколесье превращается в лес, что фиксируется продукцией пыльцы.

Нужно также отметить выработку новых физиологических рас деревьев, постоянно происходящую в ходе адаптации к местным условиям. В результате этого процесса образуются расы, способные к заселению новых мест без климатического содействия. В современных условиях данный процесс хорошо прослеживается в лесотундрах: из лесков, находящихся в благоприятных местоположениях, деревья заселяют тундровые геосистемы, где происходит жесткий отбор; некоторые экземпляры его выдерживают и дают потомство еще более адаптированное. Из начальной экотопологической стадии процесс получает географическое воплощение: адаптанты к тундрам способны продвинуться в тундровую зону, и наоборот, при отмирании больших массивов леса (неважно при антропогенном воздействии, как под Норильском, или в ходе естественных процессов, как в Анадырском крае) в них сохраняются отдельные экземпляры, способные стать основателями новой популяции.

В таежной зоне наиболее примечателен атлантический период, особенно его последняя треть. В это время в Европе далеко в тайгу внедрились широколиственные породы. Однако в Сибири только в южных приуральских районах появляются вяз и липа, а затем дуб. В остальной части огромных пространств отмечены лишь продвижения к северу хвойных, а в районе Пенжинской губы растительность не отличалась от современной.

В Приморье в предбореальное время господствовали редкостойные лиственничники лесотундрового типа, заросли ольховника и ерниковые формации. В оптимальное время там преобладали березово-широколиственные леса, встречались участки разнотравно-полынных степей, и лишь во второй половине периода появляются темнохвойные породы. Такая характеристика, приемлемая для северных районов, вряд ли достаточно полно отражает ситуацию во всем Приморье, где существуют специфические хвойные, а также многочисленные представители маньчжурского элемента флоры, несомненно, пережившие оледенение на месте, т. е. в Приморье.

Не умаляя позитивных сторон обзора, все же следует заметить некоторые его несообразности. Указывается, что на месте современных полярных пустынь на о-ве Свердруп были тундры и, следовательно, летние температуры были «значительно выше современных». Однако о-в Свердруп и теперь занят тундрами, а не полярными пустынями. Авторы утверждают также, что в аллереде арктические тундры на этом острове чередовались с остепненными участками, а во время позднего дриаса роль ксерофильных ассоциаций усилилась. К сожалению, это утверждение ничем не подкреплено и вызывает большие сомнения. Поскольку о-в Свердруп образован песками, то естественно ожидать, что, как и теперь, в позднеледниковье на нем господствовали злаки и разнотравье. Но *Deschampsia cespitosa* s. l. не образует сообществ, которые можно было бы называть ксерофильными, а тем более остепненными. А именно этот вид, наиболее обильный на островах Карского моря, по всей видимости, был еще обильнее в аллереде, когда там формировались в западинах моховые торфяники.

Сделан важный вывод о раннепредбореальном потеплении на территории современных приморских и островных районов Арктики, которые в то время были глубинными районами суши, так как шельф еще не был полностью затоплен.

Сильное потепление отмечено в бореальном периоде с максимумом 8500 лет назад (л. н.). По данным авторов, температуры июля были выше современных на 3—4 °С, а осадков выпадало на 100—125 мм больше. Однако в атлантический период было еще теплее и лесные ценозы распространились до побережья Ба-

ренцева моря. В еловых лесах участвовали лиственница и кедр. Вместе с тем в низовьях Яны климатические показатели были ниже современных. Авторы почему-то не уделяют внимания тому, что в спорово-пыльцевом спектре, приводимом ими для низовий Яны, имеется пыльца *Picea obovata*, исчезнувшая около 4000 л. н. Между тем это факт, заслуживающий рассмотрения.

В статье Э. М. Зеликсон поставлен вопрос о скорости миграции широколиственных пород деревьев из предполагаемых карпатских и балканских рефугиумов на север во время потепления, в частности, аллередского. Она предполагает, что «выявленный к настоящему времени ареал смешанных лесов с участием широколиственных пород соответствует реально существовавшему в аллереде» (с. 120). На самом деле этот ареал значительно обширнее. В Восточной Европе он простирается на север до Карелии, но, разумеется, его расширение происходило в голоцене. Однако вопрос о скорости миграций или о месте рефугиумов весьма актуален и он касается не только широколиственных пород, а вообще растений и не только в Европе, но и в Азии, а также в Северной Америке. Сопоставляя данные о скорости расселения различных деревьев из рефугиумов, И. Ф. Удра (1988) пришел к выводу о том, что за истекшее после оледенения время деревья не могли достичь современных северных пределов распространения, к тому же в атлантическое время, т. е. еще 5000 л. н., они существовали еще севернее, чем теперь. Этот вывод привел Удру к отрицанию ледниковой теории, согласно которой многие виды деревьев существовали во время оледенения лишь далеко на юге. В Восточной Европе для них вообще не было места. Однако времена отрицания ледниковой теории безвозвратно ушли. Следовательно, необходимо уточнить вопросы о скоростях миграций растений в разных условиях и о местах рефугиумов, что, по-видимому, более существенно и является задачей главным образом палеоботаников.

В сборнике имеются на этот счет интересные данные в статье К. В. Кременецкого, представляющей собой обзор истории хвойных в Сибири. Сибирская пихта пережила оледенение в трех районах: в нижнем Прииртышье, на Енисейском кряже севернее устья Ангары и в межгорных котловинах Тувы (возможно, еще на юге Урала). Уже около 9000 л. н. пихта произрастала «в большей части современной таежной зоны в Западно-Сибирской низменности». Из расчета приводимых на карте датировок получается, что пихта мигрировала на север со скоростью 65 м/год. Если сопоставлять такую скорость с данными, которые приводит Зеликсон (300—500 м/год), то она кажется реальной. Ель сибирская также переживала последнее оледенение в горах Южной Сибири, но уже 11 000 л. н. в бассейне Оби она росла на 60° с. ш., а 9500 л. н. она произрастала в низовьях Оби и Енисея (против плато Путорана). В отличие от названных пород лиственница даже в сартанское время обитала на севере. На Гыданском п-ове она датирована в 15 000 лет. Эта дата, наряду с юрибейским мамонтом, существенно противоречит концепции оледенения Карского шельфа, развиваемой многими авторами, особенно М. Г. Гросвальдом (1983). На севере залива Шелихова лиственница датирована в 21 020 лет.

Ель и лиственница в голоцене распространялись севернее, чем в настоящее время. Так, 5500 л. н. ель росла севернее Ары-Маса, а лиственница 6110 л. н. достигала Таймырского озера. Однако до побережий Ледовитого океана (за исключением устьевых частей долин крупных рек), как это предполагали многие авторы в прошлом, древесные породы не распространялись. Наиболее существенное изменение в позднем голоцене претерпела северная граница ели. Ель исчезла с Таймыра и на восточной половине плато Путорана. Можно было бы связывать это событие с изменением климата, но пока такое объяснение не кажется убедительным, поскольку восточнее ель существует поныне. Еще более разительное отступление сибирской ели произошло на Северо-Востоке. Ее современная граница в Якутии отстоит на 650 км от островного елового леса на р. Яме, впадающей в залив Шелихова.

На плато Путорана сделана датировка лиственницы 16 220 лет. Она находится в резком противоречии с данными палеогляциологии, согласно которым в это время плато было занято купольным ледником (Гросвальд, 1983, и др.). Очевидно, требуются дальнейшие подтверждения этой датировки, поскольку представление о куполе льда обосновано с разных точек зрения, т. е. отвечает принципу сходимости, в то время как кусок древесины, послуживший для датировки, мог быть приносным.

Довольно давно известно различие позднеледниковых спорово-пыльцевых спектров Европы, особенно Западной, и Сибири. В рассматриваемом сборнике оно проявляется вновь. Европейские спектры содержат пыльцу *Helianthemum*, *Hippophaë*, *Kochia*, *Salicornia*, *Ephedra*, *Eurotia*, *Salsola* (несколько видов). Облепиха даже считается индикаторным видом позднеледниковых условий (Зеликсон). Ничего подобного нет в сибирских позднеледниковых спектрах, в которых общими с европейскими аналогами являются лишь *Chenopodiaceae* и единично *Eurotia*. Кажется весьма загадочным то, что облепиха (в нашем представлении южное растение, хотя и с легкостью интродуцируемое даже в Ленинградской обл.) мигрировала следом за отступающими льдами в Скандинавию, где встречалась еще недавно на 70° с. ш. в Тромсе (Benum, 1939), тогда как в Сибири нет никаких ее следов, хотя там ее естественнее ожидать, чем на севере Европы.

Полагают, что наличие пыльцы галофитов в слоях позднего дриаса связано с концентрацией солей в почвенном растворе над многолетнемерзлыми породами (О. К. Борисова). Однако в Сибири было то же самое, но пыльцы галофитов в соответствующих слоях не значится. Отмечено, что на Украине, чем теплее, тем больше пыльцы *Artemisia* и *Chenopodiaceae*, тогда как на севере количество пыльцы названных таксонов увеличивается по мере нарастания холода (В. А. Климанов). Это заключение еще более правомерно для Азии. Разумеется, речь идет о разных видах полыней и маревых. Однако, судя по современному распространению в северных районах, число видов и обилие полыней больше в южной и умеренной Арктике, а в высокой Арктике их нет вовсе.

Указывая, что для европейских диаграмм позднего дриаса очень характерен пик пыльцы полыней, О. К. Борисова показала, что полыни, как правило, входили не в степные сообщества, а в луговые либо во временные с нарушенным и несформированным почвенным покровом. Этот вывод палинолога представляется чрезвычайно важным, поскольку уже издавна существует тенденция рассматривать обилие пыльцы полыней как показатель остепнения. «Собственно степные фитоценозы в средней широтной полосе Европы не получили широкого распространения в эпоху позднего дриаса в силу ее недостаточной продолжительности», — резюмирует Борисова, утверждая приоритет луговых ассоциаций в «полынном вопросе».

О. К. Борисова представляет реконструкции перигляциальных лесостепей Восточной Европы в позднем дриасе. Она сопоставляет географию и экологию видов по группам и получает весьма показательные диаграммы. В разрезах от Польши до Подмосковья отчетливо преобладают лесные виды. Далее автор использует ареалографические модусы спектров и находит, что флора местечка Жарновец (Польша) соответствует субальпийскому поясу Скандинавии, флора верховий Зап. Двины сопоставляется с югом Тимана и с Зап. Алтаем, с флорой которого сближается и флора позднего дриаса Подмосковья.

В сборнике представлен обзор истории основных хвойных в Сибири с большим количеством датировок (К. В. Кременецкий). Установлено, что в южной Сибири в долинах рек в позднеледниковье сохранялись лесотундровые сообщества (К. В. Кременецкий). Они существовали при понижении июльских температур на 10°, годовых — на ~10° и уменьшении осадков на 150—200 мм в позднем дриасе (В. А. Климанов). Если эти показатели верны, то и в Европе, на юге бассейна Балтийского моря, по всей видимости, могли существовать

рефугиумы древесной растительности. Во всяком случае в позднем дриасе О. К. Борисова указывает для территории Польши и верховий Зап. Двины сосново-березовую перигляциальную лесостепь.

Повышение летней температуры в начале голоцена обусловило, как считает К. В. Кременецкий, сдвиг границ хвойных на юге Сибири к северу, что вызывает сомнение, поскольку при современных, еще более высоких температурах они там широко представлены. Очевидно, данные по югу Сибири необходимо увязать и с ситуацией в Монголии и Джунгарии.

Обычно считалось, что в позднеледниковье наиболее холодным был последний интервал — поздний дриас. Теперь показано (В. А. Климанов), что в позднеледниковье происходило направленное потепление, т. е. предыдущие похолодания и потепления были меньше, чем последующие, на 1—3°. Далее этот же автор показывает, что в позднем дриасе среднегодовые температуры на северо-западе России были ниже современных более чем на 10° (при этом к югу отклонения уменьшались до 4°). Наибольшие отклонения в Сибири (тоже до 10°) были на юге, а к северу они уменьшались до 6°. Автор связывает более сильное понижение температур на юге Сибири, чем на севере, с развитием мощного оледенения в горах Южной Сибири, что плохо увязывается с данными К. В. Кременецкого о рефугиумах в этом регионе.

Странным представляется вывод К. В. Кременецкого о том, что в суббореале светлохвойные породы распространялись в таежной зоне за счет темнохвойных лесов и это связано с ухудшением климатических условий. В современных условиях, как давно установлено, светлохвойные породы не способны вытеснять темнохвойные. Наоборот, конкурентные отношения сосны и ели всегда разрешаются в пользу ели, что связано с биологией развития этих пород. Вряд ли эти отношения были иными в начале голоцена. Поэтому и вывод О. К. Борисовой о вытеснении ели сосной в связи с деградацией многолетней мерзлоты по мере потепления неверен. На Кольском п-ове очень хорошо видно, что сосна не может вытеснить ель. На р. Усе (бассейн Печоры) ель держит позиции с первоначального поселения здесь после отступления льдов, и лиственница, распространенная и к западу, и к востоку, не может ее вытеснить. С другой стороны, во многих районах европейского севера зрелые сосняки и ельники существуют в аналогичных условиях по соседству. Изучение таких ситуаций показало, что тип леса определяется первоначальным заселением участка. Если это была сосна, которая достигла затем стабилизации древостоя, то она противодействует вселению сюда ели, и наоборот, хотя лиственные породы «принимаются» в сообщество.

В последние годы все сильнее утверждается точка зрения о глобальном характере изменений климата, что влечет за собой однонаправленные изменения в органическом мире, фиксирующие эти климатические изменения (Зубаков, 1986). Однако изменения в органическом мире отражают прежде всего локальные и региональные комплексы, обладающие различной реактивностью, которую довольно трудно согласовать. Сами глобальные тренды, несомненно, имевшие место, по-разному преломляются в регионах, оставляя неоднозначные следы. Там, где таяли льды, тепло расходовалось в основном на этот процесс, а не на метаболизм растений, как это видно в современных ландшафтах. На территориях, льдами не покрывавшихся, тепло утилизировалось растительностью. Поэтому при равной приходящей радиации формировались разные спорово-пыльцевые спектры, но они не говорят о разных температурных амплитудах. Сам этот показатель не является существенным в характеристике растительности, как показывают специальные исследования, если он не сочетается с другими показателями климата. Глобальные тренды могут быть полностью погашены региональными особенностями, которые способны даже вызвать противоположную глобальному тренду реакцию. Так, в статье М. А. Фаустовой показано, что в одно и то же время разные лопасти ледника ведут себя противоположным

образом — одни сокращаются, другие нарастают. Соответственно по следам их деятельности устанавливаются теплый или холодный период для одного времени, а также различная длительность одного и того же периода в разных регионах, что отражается на хроностратиграфических схемах. У E. Nilsson (1968) аллеред находится в интервале 11.9(12.4)—10.4(10.6) тыс. л. н., у N. Mörner (1970) этот период соответствует едва выраженному интервалу с верхней границей 11.0(11.8) тыс. л. н. и у Y. Mangerud с соавторами (1974) — интервалу 11.0(11.8)—10.4(10.6) тыс. л. н. Совершенно асинхронен на схемах названных авторов ранний дриас, но по поводу верхней границы позднего дриаса существует полное согласие (10.4—10.6 тыс. л. н.).

Отмечены несоответствия в развитии растительности и климата. Например, в суббореальный период на юге Анабарского плато происходит замена лиственничных лесов с елью и березой на лиственничные редколесья, несмотря на то что «климатические показатели были выше современных» (Величко и др.).

В аллереде в районе Чаунской губы температуры были выше современных на 2—6°, и таких же величин достигали отрицательные отклонения зимней температуры, т. е. климат был значительно континентальнее, что связывается с удаленностью береговой линии (В. А. Климанов). На наш взгляд, этот вывод является чрезвычайно важным, хотя на схеме автор показывает для остального северо-востока аллередские отклонения только на 2°. Из фитоисторических реконструкций вытекает, что на последнем этапе существования Берингии, когда от нее остался лишь узкий перешеек через о-в Св. Лаврентия, произошла мощная вспышка тепла, благодаря которой с Аляски на Чукотку мигрировали американские древесные *Populus balsamifera* и *Viburnum edule*, а в обратном направлении — *Alnus fruticosa*. С этим согласуются и различные другие данные, не имеющие хроностратиграфической привязки, например обилие пыльцы ели в некоторых пунктах. По-видимому, заключение В. А. Климанова, приведенное выше, в дальнейшем будет углублено для всего северо-востока Азии.

Сборник производит благоприятное впечатление благодаря использованию в нем самых различных показателей изменений условий среды при трактовке спорово-пыльцевых спектров. Это позволяет делать выводы об эволюции субстратов. Особое внимание уделено эоловым процессам. В сборник включена статья А. Н. Дреновой о дюнообразовании, которое, по многим данным, началось в позднеледниковье. Захороненные почвенные горизонты, датированные по ^{14}C, дают возможность судить об очередных похолоданиях, когда обнажался субстрат и началось перевевание песков. Характер дюн является показателем направления и скорости господствующих ветров, условий увлажнения, а также антропогенного влияния. К сожалению, исследования очень недостаточны, и выводы, полученные по ним в одном регионе, могут лишь выступать в качестве нуль-гипотезы для других регионов. Современное дюнообразование на Таймыре, если следовать выявленным закономерностям, является следствием похолодания климата, что согласуется и с другими явлениями. Но существуют ли подобные отношения в дюнных районах Якутии?..

В районе Подкаменной Тунгуски выполнено параллельное изучение разреза мощного торфяника по остаткам растений и спорово-пыльцевой дифференциации (В. А. Климанов, Т. А. Бляхарчук). Разрез (2 м) охватывает период начиная с конца первой фазы атлантического периода (7260±80 л. н.) до наших дней. Авторы установили хорошую корреляцию изменений по спорово-пыльцевому содержанию и остаткам растений, образующим торф. В сопровождении датировок эта корреляция свидетельствует о том, что болота чутко реагируют на флуктуации климата, но интерпретация изменений должна включать в себя рассмотрение окружения исследуемой системы, в частности выявление геоморфологических последствий, вызванных ее развитием.

Для центра Русской равнины построена детальная спорово-пыльцевая диаграмма с радиоуглеродными датировками почти всего субатлантического перио-

да (последние 2500 лет) (В. А. Климанов и др.). При этом выявлены климатические пульсации с однонаправленными отклонениями температур +2° летом и −3° зимой от 25 до 200 лет длительностью. Хотя четкого тренда изменений нет, авторы указали на тенденцию сокращения теплых этапов и увеличения холодных. Они считают, что в XXI в. наступит похолодание, подобное таковому малой ледниковой эпохи. Однако, по их мнению, оно может быть не выражено в результате антропогенного потепления климата.

В заключение стоит еще раз подчеркнуть значимость обсуждаемого сборника для исторической фитогеографии и выразить пожелание палеогеографам больше опираться на результаты современной фитогеографии, поскольку только в тесном контакте этих областей знания возможен прогресс в понимании исторических процессов на поверхности Земли.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гросвальд М. Г. Покровные ледники континентальных шельфов. М., 1983. 216 с.

Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л., 1986. 288 с.

Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. Атлас-монография / Под ред. И. Н. Герасимова, А. А. Величко. М., 1982. 156 с.

Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. Киев, 1988. 197 с.

Benum P. Hippophaë rhamnoides L. og *Isatis tinctoria* L.: Tromus fylke // Norsk. Bot. For. Medd. 1939. Bd 80. P. 82—86.

Nilsson E. Södra Sveriges Senkvartara historia. Jeokronology, issjöar och landhöjning // Kungl. Sven. Vetenskapsakad, Handl. 1968. N 4:12:1. P. 1—117.

Mörner N. A. The Younger Dryas Stadial // Yeol. Fören. Stockholm. Förhandl. 1970. N 92. P. 5—18.

Mangerud J., Andersen S. T., Berglund B. E., Donner J. J. Quaternary stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification // Boreas. 1974. N 3. P. 109—127.

Ю. П. Кожевников

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 4 IV 1995

ХРОНИКА

К сведению членов Русского ботанического общества!

ПОСТАНОВЛЕНИЕ БЮРО ОТДЕЛЕНИЯ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК № 32 ОТ 27.03.1995

THE DECISION OF THE BUREAU OF THE BRANCH OF GENERAL BIOLOGY OF THE RAS

Бюро отделения общей биологии РАН постановляет:

1. Переименовать Ботаническое общество при РАН в Русское ботаническое общество при РАН.
2. Утвердить Устав Русского ботанического общества при РАН.

Академик-секретарь Отделения общей биологии РАН

академик В. Е. Соколов

Ученый секретарь Отделения общей биологии РАН

к. б. н. А. Г. Термелева

УДК 002.704.31 : 581.4

УСПЕХИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА СМЕЖНЫЕ НАУКИ

(конференция памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых)

L. M. SHAFRANOVA, L. E. GATSUK. ADVANCES IN ECOLOGICAL MORPHOLOGY OF PLANTS AND ITS EFFECT ON RELATED SCIENCES (THE CONFERENCE IN MEMORY OF I. G. AND T. I. SEREBRYAKOV)

27—28 октября 1994 г. в Москве состоялась конференция, посвященная памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. Она была пятой в ряду конференций по экологической морфологии растений, регулярно проводимых в течение 25 лет после смерти И. Г. Серебрякова. В трудное для страны и науки время имена Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны собрали под одной крышей многих их учеников, последователей и единомышленников, получивших благодаря этому возможность научного общения и дружеских контактов, столь необходимых для развития любой науки.

Открыл конференцию **И. М. Ващенко**, декан биолого-химического факультета Московского педагогического государственного университета (МПГУ). Вступительное слово **В. Н. Тихомирова** напомнило собравшимся о роли И. Г. и Т. И. Серебряковых в развитии современной науки. Состоялось два утренних и два вечерних заседания с 16 устными докладами, их содержание активно обсуждалось. Кроме того, **Л. Е. Гатцук** и **Л. М. Шафрановой** был сделан специальный обзор других представленных материалов: многочисленных тезисов, опубликованных накануне конференции,[1] и около 25 стендовых докладов, на

[1] Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Прометей, 1994. 176 с.

осмотр которых выделялось специальное время. Всего было представлено свыше 100 оригинальных сообщений. В ходе заключительной дискуссии итоги подвел **А. Г. Еленевский**.

Материалы были весьма разнообразны по тематике. В центре внимания участников было понятие жизненной формы (ЖФ), которая всегда была основным объектом исследования для ботаников школы **И. Г.** и **Т. И. Серебряковых**. Проблемы, связанные с ЖФ, разрабатываются на уровне органов и частей организма, на уровне организма (в том числе и в онтогенетическом плане), на надорганизменном уровне (классификационных систем, популяций, фитоценозов, таксонов, флор).

Побег и его структура как отражение ростовых процессов — традиционный объект исследования биоморфологов школы **И. Г. Серебрякова**. В рамках этой тематики **О. Б. Михалевская** изучила силлептически ветвящиеся элементарные побеги некоторых древесных растений, а **Н. В. Шилова** и **А. П. Петухова** детально рассмотрели кинетику формирования побегов (включая онтогенез и видимый рост) у 9 видов таежных кустарничков и травянистых многолетников. Многие работы, посвященные побегам, имеют физиологическую направленность, что в сочетании с традиционными биоморфологическими методами позволяет видеть растение как целое во взаимосвязи явлений, протекающих на разных уровнях.

Существенное место заняли работы, в которых ЖФ изучена или на уровне организма, или на уровне классификационных систем и их подразделений разного ранга. **Н. И. Шорина** разработала оригинальную классификацию ЖФ папоротников, в которой использовала не только эколого-морфологические, но и фитоценотически значимые признаки. В других работах рассмотрены особенности некоторых малоизученных биоморфологических групп растений — лиан, вегетативных однолетников. Проанализированы разнообразие и в некоторых случаях эволюционные отношения ЖФ в конкретных таксонах (*Orchidaceae*, *Pyrolaceae*, *Iridaceae*, *Salix*, *Rhamnus*). Интенсивно развивается направление, анализирующее соотношение ЖФ и программ роста (архитектурных моделей) в конкретных таксонах (*Trifolium*, *Alchemilla*, *Lysimachia*, *Naumburgia*, *Trientalis*, *Inula*, *Bidens*, *Viburnum*). Смена ЖФ в онтогенезе показана у волчеягодника алтайского *Daphne altaica* Pall. и дрока красильного *Genista tincoria* L. Описаны возрастные состояния чертополоха курчавого *Carduus crispus* L., зопника клубненосного *Phlomis tuberosa* L., гирчовника татарского *Conioselinum tataricum* Hoffm., василька русского *Centaurea ruthenica* Lam., пупавки ветвистой *Anthemis ramosum* L., 2 видов *Rumex*, 4 видов *Iridaceae*.

Основанные на изучении ЖФ популяционные исследования представлены рядом работ, прежде всего обобщающим докладом **Л. А. Жуковой** с соавторами. На материале 6 видов луговых растений показаны разнообразные проявления морфологической поливариантности развития и их связь с изменениями пространственной и функциональной структуры популяций. Доклад **И. М. Ермаковой** был посвящен сопряженной изменчивости ЖФ и типа популяции вида на протяжении ареала (исследовано 6 видов). **В. Н. Егорова** с позиции функционирования морфологических структур в природных сообществах высказала соображения о примитивности и продвинутости этих структур.

Биоморфологические данные можно использовать в ценологических и ботанико-географических исследованиях. **Л. Л. Киселева** и **О. М. Пригоряну**, изучавшие экотонные сообщества лесостепи, использовали для их характеристики спектры ЖФ (проанализировано 560 видов). **И. Л. Крылова** показала, что климатические границы высотных поясов растительности в горах можно выявить, используя как индикатор реакцию древесных растений на экстремальные условия (появление «стрессовых ЖФ»).

В ходе конференции отчетливо проявилась одна из тенденций современной биоморфологии — повышенное внимание к репродуктивным структурам.

А. П. Хохряков в своем докладе отразил наиболее общий подход к этой проблеме. Он предложил включить в сферу действия биоморфологии не только вегетативные, но и репродуктивные структуры, поскольку их особенности существенно отражаются на габитусе растения, а в некоторых случаях полностью определяют его. В наибольшей степени это относится к соцветиям, что было показано в докладе **Л. Н. Дорохиной** на примере рода *Artemisia*. **Т. В. Кузнецова** на материале некоторых видов *Fabaceae* обосновала возможность использования в таксономии признаков, отражающих структуру соцветий. **Е. И. Курченко** и **И. Б. Седых** на примере видов *Agrostis* продемонстрировали возможность использования признаков строения соцветий при филогенетических исследованиях. В докладе **Е. Н. Ванидовской**, посвященном гетерокарпии у *Chenopodium hybridum* L., высказывается предположение, что морфогенез гетероморфных плодов детерминируется особенностями побеговых систем и цветков. Наличие многообразных и разносторонних взаимодействий и взаимовлияний репродуктивных структур подтверждено и в других работах.

Особое место среди представленных материалов занимает работа **О. С. Кислюка** и **М. М. Паленовой**, где обосновывается возможность имитационного моделирования (с помощью компьютера) пространственной структуры и динамики формирования растительных объектов.

Конференция показала, что основополагающие идеи И. Г. и Т. И. Серебряковых способствовали развитию экологической морфологии как в традиционных аспектах, так и с выходом в области, пограничные со смежными дисциплинами. Между всеми рассмотренными направлениями исследований нет резких границ, ибо нередко в одном исследовании бывают объединены разные подходы к растительному организму. Это свидетельствует о новом, объединительном, периоде в развитии биологической науки, в том числе и экологической морфологии.

Л. М. Шафранова, Л. Е. Гатцук

Московский государственный
открытый педагогический университет
Московский педагогический
государственный университет

Получено 19 VI 1995

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

История науки

Методика ботанических исследований

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

Хроника

В Русском ботаническом обществе

Издание осуществляется при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 95-04-93030е)

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 12) Page

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 12) Стр.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 12. 1—144